EIN BIOLOGISCHES UND MATHEMATISCHES MODELL FÜR DIE STOMATÄRE BEWEGUNG

DISSERTATION
der Mathematischen Falkultät
der
Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

vorgelegt von
GRACIELA DE LA GARZA GARCIA
aus Monterrey, Mexiko

1985

EIN BIOLOGISCHES UND MATHEMATISCHES MODELL FÜR DIE STOMATÄRE BEWEGUNG

DISSERTATION
der Mathematischen Falkultät
der
Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

vorgelegt von
GRACIELA DE LA GARZA GARCIA
aus Monterrey, Mexiko

1985

Tag der mündlichen Qualifikation: 22. März 1985
Dekan: Prof. Dr. W. Kaup
1. Berichterstatter: Prof. Dr. K. P. Hadeler
2. Berichterstatter: Prof. Dr. H. Kaul

INHALTSVERZEICHNIS

	SEITE
0. Einleitung.	4
I. Die stomatäre Bewegung.	12
1. Der stomatäre Apparat.	12
2. Klassifizierung der Pflanzen nach ihrem CO_2-Metabolismus.	14
3. Arten von Stomata.	17
4. Wasseraufnahme und Wasserabgabe der Schließzellen.	18
5. Die Stomatabewegung als Teil eines Regelkreises.	20
6. Das Zusammenwirken der verschiedenen Außen- und Innenfaktoren in den stomatären Mechanismen.	25
7. Identifikation des Verzögerungsfaktors.	32
II. Ein Wasserverhältnis-Modell für die stomatäre Bewegung der Pflanzen (Modell von Delwiche und Cooke).	41
1. Analyse des dynamischen Verhaltens.	43
1.1 Untersuchung der Saugspannungsdifferenz.	43
1.2 Untersuchung von x.	45
1.3 Untersuchung der Gleichung für y.	46
2. Systeme mit skalarer Nicht-Linearität.	48
2.1 Stabilitätsanalyse des Systems.	51
3. Bifurkationsanalyse.	55
3.1 Bifurkationstheorie.	55
3.2 Berechnung der Bifurkationsfälle.	58
4. Die biologische Bedeutung des Bifurkationsparameters.	66
III. Ein stomatäres Synchronisationsmodell (Modell von Rand et al.[65]).	68
1. Beschreibung des Modells.	69
2. Verbesserung des Modells.	71

3. Graphische Untersuchung der Stabilität des Modells. 85
4. Analytische Stabilitätsanalyse des Modells. 106
5. Existenz periodischer Lösungen. 111

IV. Ein Wasser- und CO_2-Verhältnis-Modell für die stomatäre Bewegung. 117
1. Formulierung des Modells. 117
2. Stabilitätsanalyse. 120
3. Das System mit Verzögerung. 127
4. Das Tiefpaßfilter-System (20). 129
4.1 Bifurkationsanalyse. 138
4.2 Berechnung der Hopfbifurkation. 139
4.3 Die Richtung der Hopfbifurkation. 143
4.4 Numerische Untersuchung des Systems. 160
5. Das System mit Zeitverzögerung (19). 167
5.1 Bedingungen für die Hopfbifurkation. 169
5.2 Berechnung des Parameters $\tau = \tau_c$ 172
5.3 Berechnung der Hopfbifurkationskurve. 174
5.4 Die Richtung der Hopfbifurkation. 178
6. Anhang. 187

LITERATURVERZEICHNIS 192

EINLEITUNG

Das Ziel der vorliegenden Arbeit ist eine Analyse des Mechanismus des stomatären Apparates sowohl aus der Sicht der Biologie als auch der Mathematik.

Der stomatäre Apparat hat als Regulator der Verdunstung und des CO_2-Aufnahme-Prozesses bei Pflanzen die Aufmerksamheit der Wissenschaftler schon seit über einem Jahrhundert auf sich gelenkt und ist Thema sehr vieler Veröffentlichungen gewesen.

Vom rein biologischen, biochemischen, thermodynamischen oder mathematischen Gesichtspunkt aus gibt es zahlreiche Hypothesen bezüglich des stomatären Verhaltens. Diese sind heute noch interessant, da sie wichtige Aspekte der Eigenschaften der stomatären Funktion erklären. Sie geben allerdings keine verständliche Interpretation der Gesamtheit dieses Prozesses in seinen verschiedenen Organisationsebenen.

Es gibt folgende Studien über den Mechanismus des stomatären Apparats (die im folgenden noch gesondert zitiert werden):

Der stomatäre Apparat als

1. Regulator der Verdunstung im Rahmen der Thermodynamik [7], [9], [13], [14], [41], [43], [50], [51], [55], [62], [65], [70], [72]. Die Regulationsvorgänge in den Pflanzen, die für die Wasserökonomie der Pflanzen und für ihre CO_2-Versorgung gleichermaßen bedeutsame Erscheinungen sind, könnten ebenfalls zur Charakterisierung der Reaktionsnorm von Pflanzen herangezogen werden.
2. Optimierungsmechanismus für die Assimilationsrate, CO_2-Aufnahmerate, Verdunstungsrate, usw. im Rahmen der Kontrolltheorie [1], [2], [7], [8], [9], [10], [11], [12], [19], [47], [48], [62], [67], [77]. In einem selbst-

regulierenden System existieren stets ein gesteuertes Objekt, ein Regulator (der die Objektprozesse optimal reguliert), Kanäle der direkten Bindung (über welche die Steuerung durch den Regulator erfolgt) und Kanäle der Rückkopplung (über die der Regulator die Information über den Zustand des gesteuertes Objektes erhält). In unserem Falle ist

- das optimal gesteuerte Objekt: Die Pflanze.
- der Regulator: Der stomatäre Apparat.
- die Kanäle der direkten Bindung: Die Stomatabewegung.
- die Kanäle der Rückkopplung: Die Wasserpotential in den Schließzellen (oder die Malat-Produktionsrate, oder die CO_2-Assimilationsrate, oder die ABA-Produktionsrate).

Durch die Spaltweiteneinstellung kontrolliert die Pflanze sowohl den CO_2-Einstrom ins Innere der Pflanze als auch die Wasserverdunstungsrate. Die Organisation und Regulation dieser Prozesse wird nicht nur durch die Eigenschaften des Systems bedingt, sondern auch durch den Charakter der äußeren Einflüsse auf Grund von Mechanismen der Rückkopplung. Der stomatäre Apparat als Optimierungsmechanismus durch seine Funktion als Regulator, der die Objektprozesse optimal (optimaler Kompromiß zwischen CO_2-Aufnahme-Wasserverlust) reguliert, stellt eine interessante Aufgabe im Rahmen der Kontrolltheorie dar.

3. Regulator der Photosynthese im Rahmen der Biochemie [1], [2], [4], [5], [15], [16], [18], [19], [21], [22], [25], [26], [29], [36], [40], [61], [64], [67], [68], [73], [74], [75], [76], [78], [80]. Quantitativ stellt die Photosynthese der grünen Pflanzen die umfangreichste CO_2-Fixierungsreaktion dar, die nur durch die Spaltverengung unterbrochen werden kann. Ingesamt besteht bei den Stoffwechselwegen eine gut ausgewogene Kontrolle durch den stomatären Apparat, die eine hohe zellphysiologische Ökonomie sichert, indem sie jeden Überschuß vermeidet und auftretende Mängel sofort ausgleicht. Das deutet offensichtlich auf Regulationsvorgänge in den Pflanzen hin, die einerseits eine Drosselung der Wasserabgabe bewirken, sofern der Wasserzustand der Pflanzen eine gewisse kritische Grenze unterschreitet, die aber andererseits die weitere Zufuhr von CO_2 verhindern, sofern die ABA-und

Malat-Konzentration in Inneren der Pflanze eine gewisse kritische Grenze überschreitet und damit in gewissem Umfang die photosynthetische Produktivität der Pflanzen einschränken.

4. Oszillator [3],[6],[10],[27],[33],[39],[42],[43],[46],[53],[60],[66],[74],[79]. Für viele mathematische und biologische Zwecke ist es wichtig, Informationen darüber zu haben, auf welche Art die dynamischen Eigenschaften eines Systemes sich ändern, wenn das System gestört ist. Gedämpfte Schwingungen treten im Verhalten der Spaltöffnungen dann auf, wenn die inneren Wechselwirkungen des Wassers gestört sind. Aus anderen wissenschaftlichen Arbeiten wird eine verbindung zwischen dem oszillatorischen Verhalten des stomatären Apparates und umweltbedingten Veränderungen berichtet. D.h. der stomatäre Apparat als dynamisches System, der sich in einem Gleichgewichtszustand befindet -entweder mit geöffneter oder geschlossener Pore- kann zeitweilige Schwingungen zeigen unter dem Einfluss von Veränderungen, die hydrodynamischen, thermodynamischen, biochemischen und anderen Regeln entsprechen. Das bedeutet, daß der stomatäre Apparat sich wie ein Oszillator verhält, der sich mit anderen dynamischen Systemen koppeln kann und zu adaptiven, regulatorischen, optimierenden Antworten der Pflanze auf Veränderungen der Umwelt führt.

   In der zitierten Literatur werden vor allem folgende Situationen betrachtet:

   - Veränderungen der Gleichgewichtslage im Rahmen der Stabilitätstheorie dynamischer Systeme.
   - Auswirkungen von Störungen der strukturellen Parameter des dynamischen Systems (D.h. des Differentialgleichungssystems) auf das Oszillationsverhalten.
   - Kopplungen des Systems mit anderen Systemen, die aufgrund periodischer äußerer oder innerer Reize Oszillationen zeigen.

   Die Untersuchung des Stabilitätsverhaltens solcher Systeme, der Bedingungen für Oszillationen, ihrer Schwingungsdauer und der Reaktion dieser Oszillatoren auf Störungen ist ein interessantes Problemfeld für Biologen und Mathematiker.

5. Selbst-Organisations-Modell in Rahmen der Botanik [6],[10],[11],[22],[23],[24],[29],[34],[39],[43],[63],[71],[75],[78],[81]. Beim stomatären

Apparat als selbsorganisierendem System kommt es mit Hilfe der Ordnungsparameter zum Aufbau einer neuen raum-zeitlichen oder funktionellen Struktur (z.B. raum-zeitlich getrennte Reaktionen des photosynthetischen Prozesses). Ein einfaches Model eines selbstorganisierenden Systemes, das heißt, eines Systemes, das in der Lage ist, sein Verhalten durch eigene Maßnahmen zu organisieren, um größere Stabilität zu erreichen bzw. sein inneres Milieu besser und zweckmäßiger gegen Störungen aus der Umwelt bzw. gegen Mängelerscheinungen im Innern zu verteidigen, ist der stomatäre Apparat.

6. Selbst-Generator-Modell im Rahmen der Biochemie [2],[4],[19],[16], [29],[34],[37],[40],[43]. Die einfachste Deutung dieser zahlreichen Befunde ist die Annahme einer endogenen selbsterregten oder selbsterzeugenden Rhythmik, die unter konstanten Bedingungen mit ihrer Spontanfrequenz weiterschwingt, unter periodischen Außeneinflüssen jedoch von diesen synchronisiert wird.
   Dieser Übereinstimmung der Tagesrhythmen mit selbsterregenden physikalischen Schwingungen, die sich noch in einer Reihe von weiteren Eigenschaften manifestiert, ist eines der wichtigsten Argumente für die endogene Natur der circadianen Rhythmik bei Pflanzen. Bei Pflanzen kann man entsprechend fragen, ob die Rhythmik erst unter dem Einfluß periodischer Umwelteinflüsse, also modifikatorisch, entsteht oder auch unter konstanten Bedingungen.Der Glykolyse-Oszillator ist z.B. ein selbserregender Schwinger, der außerdem noch eine koordinierende Funktion bei den Mechanismen des stomatären Apparats hat, d.h. er kann eine Rhythmik bei schwingenden Spaltöffnungen hervorrufen. Eine Reihe von weiteren rhythmischen Bewegungsabläufen bei Pflanzen beruhen auf Turgoränderungen. Dazu gehören etwa die Stoma-Bewegungen, die sowohl einen Tagesrhythmus wie auch höherfrequente Schwingungen aufweisen.
7. Kompartmentierungsmechanismus bei den Pflanzen [2],[4],[5],[6],[13], [16],[23],[24],[34],[36],[43],[44],[59],[67],[75],[78],[81]. Ein charakteristisches Merkmal biologischer Systeme ist, daß sie sich dem 2. Hauptsatz der Thermodynamik scheinbar entgegengesetzt verhalten, indem sie die Entropie fortgesetzt vermindern. Die Entropieverminderung, die die Pflanze zum Wachstum, zur Synthese von Körpersubstanz usw., durchführt, wird dadurch gesichert, daß die Pflanze ständig Entropie abführt. Eine solche Struktur ist demzufolge ein stationärer Ordungszustand, bei dem die Materieteilchen nicht räumlich fixiert sind.

Bis zum jetzigen Zeitpunkt gibt es allerdings keine gesicherten Ergebnisse über den Mechanismus des stomatären Apparats bezüglich der strukturellen Kooperation, d.h. über die Interaktionen zwischen verschiedenen Organisationsebenen des Organismus.

Für alle Typen der Kooperativität (z.B. strukturelle) lassen sich zwei wesentliche Bedingungen für deren Zustandekommen erkennen:

- Das System muß sich in einer extremalen chemischen oder elektrischen Nichtgleichgewichtssituation befinden.
- Das System muß eine interne Rückkopplung enthalten.

Bei der Beschreibung biologischer Phänomene durch kooperative Modelle stellt sich nun die Aufgabe, diese beiden Bedingungen durch Annahmen über die physikalische Situation und die Wechselwirkungen in dem zugrundeliegenden chemisch-biologischen System zu erfüllen und die Systemgrößen an die Beobachtungsgrößen des Experiments zu koppeln. Kooperative Modelle vom Typ der Autokatalyse sind heute weit über den engeren Anwendungsbereich hinaus in völlig andere Bereiche der Biologie eingedrungen.

Die strukturelle Kooperation scheint bei den Oszillationen des stomatären Apparats eine sehr wichtige Rolle zu spielen. Ein Beispiel für die strukturelle Kooperation ist im ersten Kapitel beschrieben: Während der CO_2-Fixierung auf molekularer Ebene ruft die Malat-Produktion bei instabilem Zustand eine Änderung in der Ausgleichsrate der CO_2-Konzentration hervor, d.h. sie bewirkt eine dynamische Kooperation auf zellulärer Ebene.

Aus dem vorher Gesagten und gestützt auf die Ergebnisse verschiedener experimenteller Arbeiten wird im ersten Kapitel ein biologisches Modell für strukturelle Kooperation entworfen. Im zweiten Kapitel wird ein zweites Modell im

Rahmen der Biologie und der Mathematik analysiert, welches die hydrodynamischen Verhältnisse des stomatäres Apparates berücksichtigt. Im dritten Kapitel wird dieses Modell neu bearbeitet und erweitert, wobei die Periodizität und die Synchronisation des stomatären Apparates analysiert werden, die besonders interessant für den hydrodynamischen Ausgleich der Pflanzen sind. Im vierten Kapitel wird schließlich ein Modell im Rahmen der Biologie und der Mathematik entworfen, welches das biologische Modell der strukturellen Kooperation miteinbezieht und einen Verzögerungsfaktor berücksichtigt, der in der bearbeiteten Literatur beschrieben ist.

Der Inhalt der vorliegenden Arbeit kann wie folgt unterteilt werden:

& I. Dieses Kapitel enthält eine Analyse der Funktion des stomatären Apparats aus biologischer, physiologischer und biochemischer Sicht. Es wird versucht, eine funktionelle Struktur zu beschreiben, die das strukturelle Zusammenwirken der verschiedenen Organisationsstufen erklärt. Spezielle Aufmerksamkeit wird dabei der Rolle des stomatären Apparates als Regler des Transpirations- und CO_2-Aufnahmeprozesses im Zusammenhang mit der Kontrolle des Wassergehaltes der Pflanze und speziell mit dem Prozess der Malat-Produktion und dem Phänomen der Endproduktaktivierung gewidmet.
Das Phänomen der Aktivierung oder Hemmung einer Enzymreaktion durch das eigene Endprodukt und die Rolle der Anwesenheit von Malat wird als wichtig erachtet, weil
1. sie die Anwesenheit bestimmter chemischer Puffer erklären,welche die Leistung des Oszillators erhöhen.
2. sie die relative Unabhängigkeit des stomatären Apparates von bestimmten Außenfaktoren (Licht, CO_2-Konzentration, Feuchtigkeit usw.) durch die Protonenpumpe erklären, welche die Energie für den Selbstgenerator bereitstellt.
3. sie die Ursache für die Verzögerung der Antwort des stomatären Apparates auf Umweltänderungen sind.

4. sie einen sehr wirkungsvollen Mechanismus der räumlich-zeitlichen Kontrolle darstellen.
5. sie notwendige Elemente für die funktionierende Selbst-Organisation des stomatären Apparates sind.

& II. Es werden die Stabilitätsbedingungen eines Modells eines nichtlinearen Systems erster Ordnung diskutiert, welches von Delwiche und Cooke [14] formuliert wurde. Nach den Formeln von McCracken und Marsden [52] werden der Bifurkationstyp und die Bifurkationsrichtung berechnet, wobei Analyse und Diskussion sowohl im Rahmen der Biologie, als auch im Rahmen der Mathematik parallel durchgeführt werden. In allgemeiner Form wird der Stabilitätstyp eines Systems mit skalarer Nichtlinearität diskutiert.

& III. Es wird ein Modell der stomatären Synchronisation analysiert und neu formuliert. Die globale asymptotische Stabilität des Fixpunktes wird unter Benützung einer graphischen Methode bestimmt. Die lokale Stabilität wird bestimmt mit Hilfe der Linearisierung des Differentialgleichugssytems in der Nähe des Gleichgewichts. Es wird die Existenz und Eindeutigkeit der periodischen Lösungen gezeigt, wobei ebenfalls die Untersuchung parallel im Rahmen der Biologie und der Mathematik durchgeführt wird. Hier wird ausgeführt, wie man ein System von N gekoppelten, nicht notwendig identischen Oszillatoren in $\mathbb{R}^n$ zu einem System von Phasengleichungen reduzieren kann.

& IV. Es wird ein Modell formuliert, welches nicht nur die hydraulischen Verhältnisse des stomatären Apparates analysiert, wie in den früheren Modellen. Die neben der Wasserdampfkonzentration für die Bewegung der Spaltöffnungen besonderes wichtige CO_2-Konzentration im Intrazellulären wird in diesem Modell mitberücksichtigt. Dadurch wird es jedoch notwendig, weitere mit der CO_2-Aufnahme zusammenhängende Größen aufzunehmen und neue Gleichungen zu formulieren. In allgemeiner Form werden der Stabilitätstyp und die Stabilitätsbedingungen eines Systems mit skalarer Nicht-

linearität diskutiert. Es wird eine numerische Untersuchung des Systems durchgeführt. Die in der Natur beobachteten Schwingungen um das Gleichgewicht werden mit Hilfe einer Verzögerung und eines Tiefpaßfilters, welches ähnlich wie eine Verzögerung wirkt, erklärt. Nach den Formel von Hsü und Kazarinoff [35] wird die Richtung der Bifurkation im Tiefpaßfiltersystem bestimmt. Es wird die Bifurkationskurve beider Systeme explizit berechnet und diskutiert. Da angenommen wurde, daß die Zeitverzögerung des Systems mit Delay klein ist, wird eine Approximation benutzt, und die Richtung der Bifurkation nach den Formeln von Marsden und McCracken [52] zu bestimmen.

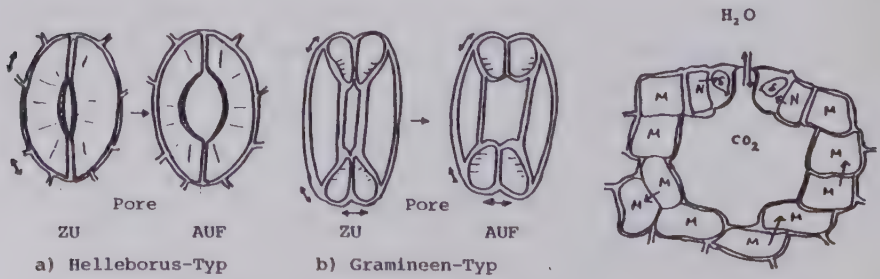
I. Die stomatäre Bewegung

Diese Arbeit ist ein Beitrag zu der Frage, in welchem Zusammenhang die Transpiration, die CO_2 - Assimilation, der Metabolismus in den Blättern und die Umweltfaktoren mit den Bewegungen des stomatären Apparates stehen.

1. Der stomatäre Apparat

Die Stomata oder Spaltöffnungen sind auffällige Paare meist bohnenförmig gestalteter Zellen (der Schließzellen) die eine Lücke (Spalt oder Porus) zwischen sich frei lassen. Sie sind sehr bezeichnend für die Epidermen der oberirdischen, von Luft umgebenen grünen Teile der höher organisierten Pflanzen. Stomata dienen dem Gasaustausch sowie der Abgabe von Wasserdampf (Transpiration). Gelegentlich unterscheiden sich auch noch die angrenzenden Zellen von den übrigen Epidermiszellen und sind an der Funktion der Spaltöffnungen beteiligt; sie werden dann als Nebenzellen bezeichnet. Spaltöffnungen und Nebenzellen bilden zusammen mit dem Stoma-Lumen den Spaltöffnungunsapparat.

Schließzellen heißen diese Zellen, weil sie infolge ihres besonderen Baues ihre Gestalt durch aktive Turgorschwankungen so verändern können, daß sich der Spalt zwischen ihnen schließt oder öffnet.



SCHEMA 1. Schließzellengestalt.

Reversible Wasseraufnahme führt in einer Zelle dann zur Krümmung, wenn die elastische Dehnung der Zellwand nicht überall gleichmäßig erfolgt, sondern wenn es Bereiche unterschiedlicher Dehnbarkeit gibt. Die Schließzellen der Spaltöffnungen sind hierfür ein Beispiel.

Sie sind durch ihre Verankerung im Gewebe und ihre Wandversteifungen nicht in der Lage, sich in Längsrichtung zu verlängern oder zu verkürzen; Volumenänderungen sind daher ganz auf Änderungen des Querschnitts beschränkt. Die hieraus resultierenden Krümmungsbewegungen lassen sich mit dem spezifischen Bau des Schließzellenquerschnitts erklären.

Folgendes Prinzip kann als typisch gelten: die dorsale Wand der Schließzelle , d. h. die gemeinsame Wand mit den Nebenzellen, ist relativ wenig verdickt und daher dehnbar; die Außen- und Innenwand dagegen sind stark verdickt und kaum deformierbar. Schließlich befindet sich an der Ventralseite, wo die verdickte Außen- und Innenwand zusammentreffen, nochmals ein Bereich größerer Elastizität. Schematisch kann daher ein Querschnitt der Schließzelle als etwa gleichschenkliges Dreieck aufgefaßt werden, dessen elastische Basis von der Ventralwand gebildet wird.

Bei der Wasseraufnahme dehnt sich die Dorsalwand auf zweierlei Weise: einerseits vergrößert sie sich in der Richtung senkrecht zur Blattfläche, so daß die Basis des Dreiecks vergrößert wird, und andererseits wölbt sie sich in die Nebenzellen hinein. Die Volumenänderung der Schließzellen erfolgt also gegen den Turgordruck der Nebenzellen (Antagonismus Schließzelle - Nebenzelle).

Die Vergrößerung der Basis führt wegen der starren Außen- und Innenwand zu einer Verkürzung der "Höhe" des Dreiecks, durch das Einwölben krümmt sich die Zelle von der Fläche aus gesehen nach dorsal. Beides führt zu einem Auseinander-

weichen des Spaltes. Bei Wasserabgabe entspannen sich die elastisch gedehnten Zellwände wieder, wodurch es zum Schließen des Spaltes kommt.

Der Turgor, der osmotisch bedingte Innendruck der Pflanzenzellen, spielt bei der Straffung und Festigung des Pflanzenkörpers eine erhebliche Rolle.

Die Bewegungen im Bereich der Stomata beruhen auf Turgorveränderungen in den Schließzellen. Da die Art der Bewegung durch die Anatomie der Schließzellen und der Nebenzellen festgelegt wird, handelt es sich um eine nastische Turgorbewegung. Unabhängig vom detaillierten Feinbau der Schließ- und Nebenzellen gilt stets, daß sich die Stomata öffnen, wenn der Turgor der Schließzellen steigt, und sich schließen, wenn der Turgor fällt.

Die Spaltöffnungen sind also Regulatoren der Transpiration und des Kohlendioxidaufnahmeprozesses. Daher hat man die Steuerung der Stomatabewegung durch Außen- und Innenfaktoren oft untersucht.

Obwohl die meisten Mechanismen der Stomata nicht bekannt sind, betrachtet man lediglich deren osmotischen Druck, CO_2-Konzentration im Intrazellularraum, Turgor und Wasserpotential in den Schließzellen als die in diesem Zusammenhang bedeutsamsten Innenfaktoren. Das Licht und die äußere CO_2-Konzentration betrachtet man als die wichtigsten Außenfaktoren. Hält man alle übrigen Faktoren fest und variiert lediglich die gewählten Faktoren, so kann man die resultierende Bewegung der Stomata erfassen.

2. Klassifizierung der Pflanzen nach ihrem CO_2-Metabolismus

Die Landpflanzen sind nach ihrem CO_2-Metabolismus in C_3-, C_4-, und CAM- Pflanzen eingeteilt worden. Die ersten zwei benutzen jeweilig den C_3- bzw. C_4-Metabolismus, während die CAM-

Pflanzen den Crassulaceensäure-Metabolismus benutzen.

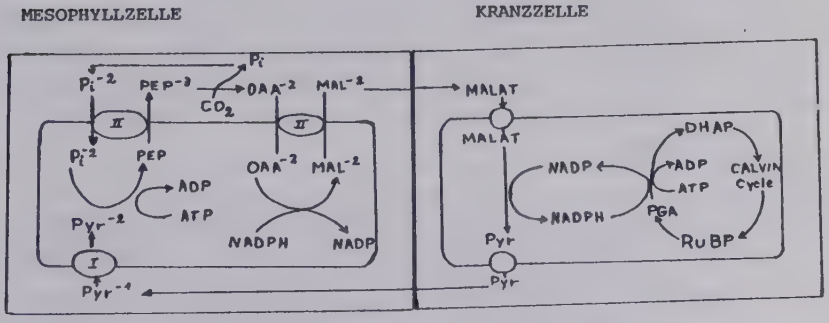
C_4-Pflanzen:

A. Die Anfangsprodukte der Kohlenstoff-Fixierung sind: 4-Dicarboxylsäure, Oxalessigsäure (OAA), Malat und Aspartat.

B. Die CO_2-Fixierung findet im Licht statt.

C. Der Kohlenstoff wird von den C_4-Säuren an den PCR-Cyclus abgegeben.

D. Diese Pflanzen haben zwei verschiedene Arten photosynthetischer Zellen: Die Mesophyllzellen und die Kranzzellen, welche Chloroplasten besitzen, die für die Intermediärprodukte des C_4-Metabolismus verantwortlich sind. Im allgemeinen werden die C_4-Säuren in den Mesophyllzellen gebildet (Primärassimilation des Kohlenstoffes). Sie werden deshalb als PCA-Zellen (PCA = Primary carbon Assimilation) bezeichnet. Die Kranzzellen reduzieren den photosynthetischen Kohlenstoff und werden PCL-Zellen (PCL = Photosynthetic carbon lessening) genannt.



SCHEMA 2. C_4-Weg der Photosynthese. (PEP=Phosphoenolpyruvat-carboxyl-Prozess, Pyr=Pyruvat, Mal=Malat , RuBP=Ribulosediphosphat, OAA=Oxalacetat, NADP=Nicotinamid-Adenin-Dinucleotid-phoshat, ATP=Adenosintriphosphat)

C_3-Pflanzen:

A. Die Anfangsprodukte der Kohlenstoff-Fixierung sind: Tricarbonsäuren und Triphosphoglyzerinsäuren.
B. Die CO_2-Fixierung findet bei Licht statt.
C. Der Kohlenstoff wird von den C_3-Säuren an den PCR-Cyclus abgegeben.
D. Die PCA-Zellen bilden die C_3-Säure, während die PCL-Zellen den photosynthetischen Kohlenstoff reduzieren.

CAM-Pflanzen:

A. Die Anfangsprodukte der Kohlenstoff-Fixierung sind die gleichen wie bei den C_4-Pflanzen.
B. Die CO_2-Fixierung zu C_4-Säuren findet in der Dunkelheit statt.
C. Der Kohlenstoff wird von den C_4-Säuren an den PCR-Cyclus abgegeben.
D. Die Mesophyllzellen führen eine Primärassimilation von Kohlenstoff durch und sammeln das Produkt Malat in der Vakuole. Die Kranzzellen reduzieren den photosynthetischen Kohlenstoff.

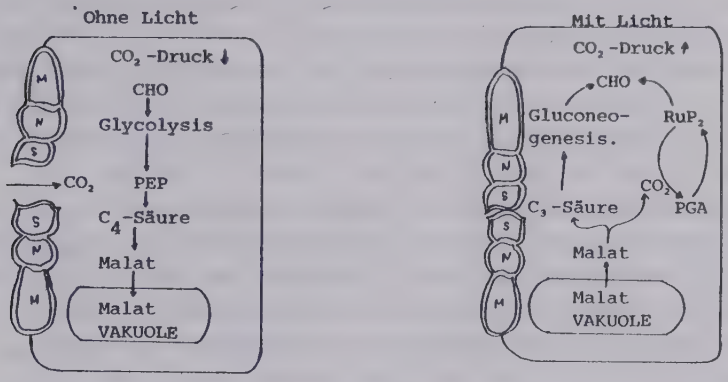
Das photosynthetische Gewebe der C_4-Pflanzen hat einen sehr geringen Diffusionswiderstand, demzufolge haben diese Pflanzen eine große carboxylische Leistungsfähigkeit. Die C_4-Pflanzen benötigen für jedes fixierte CO_2-Molekül, verglichen mit den C_3-Pflanzen, zwei zusätzliche ATP -Moleküle.

Die C_4-Photosynthese besteht aus drei Hauptphasen:

1) Carboxylierung zu C_4-Säure in den Mesophyllzellen,
2) C_4-Decarboxylierung in den Kranzzellen,
3) Abgabe und Fixierung von CO_2 durch den PCR-Cyclus.

Ein Vergleich zwischen C_4-Stoffwechsel und CAM zeigt, daß Reaktionen, die bei den C_4-Pflanzen räumlich getrennt (auf die Mesophyll- und Kranzzellen verteilt), bei den

CAM-Pflanzen zeitlich getrennt (auf Nacht und Tag verteilt) ablaufen.



SCHEMA 3. CAM-Weg der Photosynthese (PGA = Phosphogliyzerinaldehyd, CHO = Formylgruppen, RuP = Ribulosephosphat)

3. Arten von Stomata

Bei vielen Pflanzenarten sind Anzahl und Organisation der Nebenzellen um die Spaltöffnung herum konstant. Es wurden schon einige Klassifizierungen von Stomata, bezogen auf die Organisation der Nebenzellen, gegeben. Solereder [69] beschreibt vier verschiedene Typen stomatärer Apparate für bestimmte Familien von Dykotyledonen. Metcalfe and Chal [54] gaben später eine Beschreibung dieser Typen, die folgendermaßen lautet:

a) Anomocytisch oder mit irregulären Zellen (Ranunculaceae). Die Nebenzellen sind unbestimmt in ihrer Zahl und unterscheiden sich nicht von den anderen Epidermiszellen.
b) Anisocytisch oder ungleiche Zellen (Cruciferae). Im allgemeinen gibt es drei Nebenzellen um das Stoma herum und eine von diesen ist kleiner oder größer als die anderen zwei.

c) Diacytisch oder gekreuzte Zellen (Caryophyllaceae). Zwei Nebenzellen liegen um das Stoma und bilden eine gemeinsame Wand rechtwinklig zur gemeinsamen Wand der Schließzellen.

d) Paracytisch oder parallele Zellen (Rubiaceae). Eine oder mehrere, meistens zwei, Nebenzellen bilden ihre längste Achse parallel zu den Schließzellen.

Außerdem gibt es drei andere Typen: Actinocytisch mit vier oder mehr Nebenzellen, die radial längs des Stomas verteilt sind; Cyclocytisch mit vier oder mehr Nebenzellen, welche ringförmig um das Stoma angeordnet sind; und Tetracyclisch mit vier Nebenzellen, zwei polare und zwei laterale.

SCHEMA 4. Arten von Stomata.

4. Wasseraufnahme und Wasserabgabe der Schließzellen

Der Wasserverlust durch Transpiration in die Atemhöhle und durch peristomatäre Transpiration muß durch Wasseraufnahme ausgeglichen werden. Dies ist den Schließzellen nur über die Nebenzellen möglich. Der Wasseraustausch zwischen Schließzelle und Nebenzelle ist daher ebenfalls ein entscheidender Faktor für die Bewegung. In der Regel ist der osmotische Wert der Schließzellen größer als derjenige der Nebenzellen. Das sagt aber nicht so viel aus, da für die Wasseraufnahme bzw. -abgabe nicht der osmotische Wert, sondern die Saugspannung gemäß der osmotischen Zustandsgleichung ausschlaggebend ist. Die Saugspannungen beider Zellen unterscheiden sich nur geringfügig.

Die Schließzellen befinden sich also in einem dynamischen Gleichgewicht, indem sie nach außen Wasserdampf abgeben und aus den Nebenzellen Wasser aufnehmen. Hier werden nur die grundsätzlichen Möglichkeiten gezeigt, auf welchem Wege die Wasseraufnahme aus den Nebenzellen verändert werden kann.

A. Saugspannung der Schließzelle. Die Schließzelle erhöht oder erniedrigt ihren osmotischen Wert und damit ihre Saugspannung und ihre Saugspannungsdifferenz zur Nebenzelle. Diese Änderungen sind für die Bewegungsvorgänge die wichtigsten. Heute rückt die Aufnahme osmotisch wirksamer Substanzen aus den Nebenzellen in den Vordergrund der Betrachtung. Insbesondere kann die Schließzelle ihren osmotischen Wert und damit ihre Saugspannung durch Aufnahme von K^+-Ionen und Malat als Gegenionen in kurzer Zeit ganz erheblich erhöhen. Dieser aktive Ionentransport wird durch Licht gesteuert und ist somit ein wichtiges Glied in der Reaktionskette der photoaktiven Öffnungsbewegungen.

B. Saugspannung der Nebenzelle. Auch die Nebenzelle kann ihre Saugspannung erhöhen oder erniedrigen. Gute Wasserversorgung durch die Wurzel führt zu verstärkter Wassersättigung, so daß hierdurch die Saugspannung der Nebenzellen absinkt. Die Saugkraftdifferenz zwischen Neben- und Schließzellen verschiebt sich damit zugunsten der Schließzellen.

C. Wasserpermeabilität. Schließlich muß eine Änderung der Wasserpermeabilität zwischen Neben- und Schließzellen eintreten, damit letztlich das dynamische Gleichgewicht zwischen Wasseraufnahme und Wasserabgabe verschoben wird.

Aus dem Wege, der zum dynamischen Gleichgewicht des Wassergehalts in den Schließzellen führt, kann man drei verschiedene Bewegungen identifizieren.

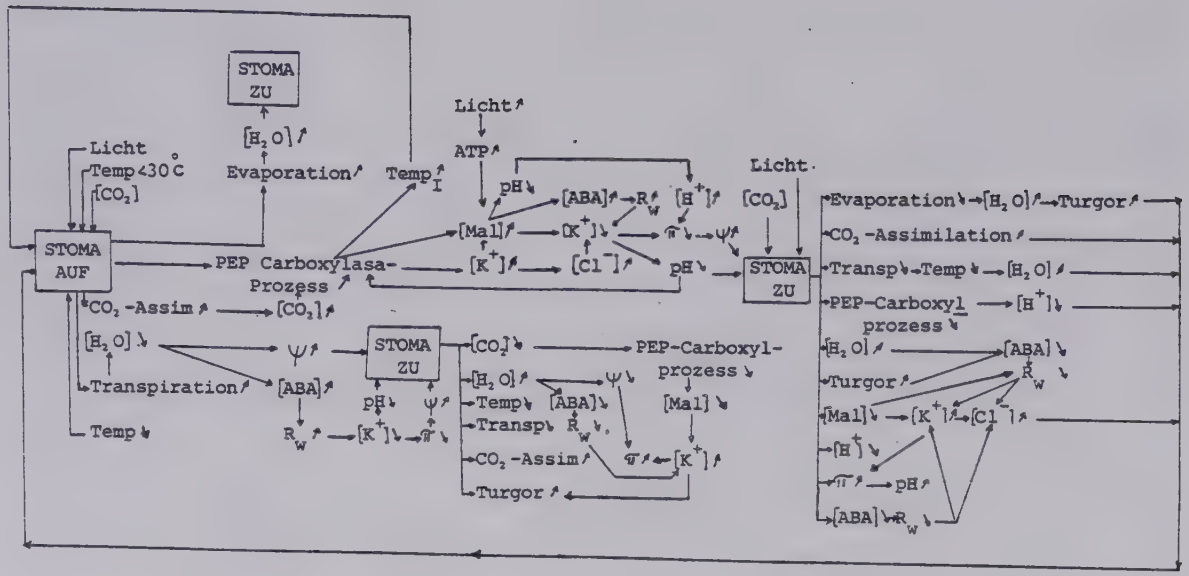
a) Direkte Wirkung des Wasserfaktors. Bei guter Wasserversorgung und/oder bei feuchter Atmosphäre ist die Wasseraufnahme der Schließzellen gegenüber der Wasserabgabe erleichtert, der Turgor muß zunehmen, der Spalt öffnet sich. Umgekehrt verlieren die Schließzellen bei allgemeinem Wasserdefizit mehr Wasser als sie aufnehmen und es muß zum Spaltenschluß kommen, welcher durch den Turgordruck der Nebenzellen unterstützt wird. Wegen dieser unmittelbaren Wirkung des Wasserfaktors auf das Turgorsystem des Spaltöffnungsapparates kann man von einer direkten Wirkung des Wasserfaktors sprechen. Diese Wirkung wird in der Literatur als "hydropassive" Bewegung bezeichnet.

b) Indirekte Wirkung des Wasserfaktors. Darüber hinaus verfügt die Pflanze noch über einen sehr wirksamen Regelmechanismus, den man als indirekte Wirkung des Wasserfaktors bezeichnen kann. Unter Wassermangelbedingungen, d.h. bei verringertem Wasserpotential, wird im Blatt innerhalb weniger Minuten Abscisinsäure (ABA) gebildet. Dieses Phytohormon scheint die Ionenpumpen zu hemmen, die für die oben besprochenen Ionenverschiebungen verantwortlich sind. Jedenfalls bleiben die Poren unter solchen Bedingungen geschlossen. Diese Wirkung wird als "hydroaktiv" bezeichnet.

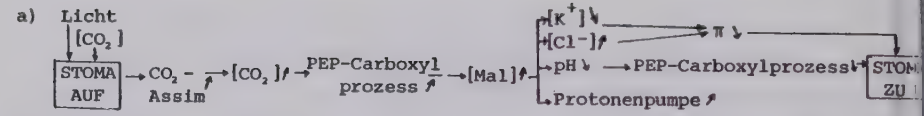
c) Inverse, direkte Wirkung des Wasserfaktors. Der Wasserfaktor kann unter extremen Bedingungen auch zu paradoxen Reaktionen führen, indem plötzlicher Wassermangel zunächst den Turgor der Nebenzellen verringert und damit ein Öffnen der Pore verursacht.

5. Die Stomatabewegung als Teil eines Regelkreises.

Die Spaltöffnungen regulieren die CO_2-Aufnahme und die Wasserdampfabgabe; umgekehrt hängt die Öffnungsweite der Stomata vom CO_2-Gehalt der interzellulären Luft und von deren Wasserdampfgehalt ab. Damit können die Stomata als Glieder von Regelkreisen aufgefaßt werden, wie es Schema 5 zu veranschaulichen versucht.



SCHEMA 5. Regelkreis der Stomatabewegung. (Bedeutung der Pfeile: ↗ = wächst, ↘ = fällt)



Der postulierte biochemische Weg benutzt die PEP-Carboxylase (PEP=Phosphoenolpyruvat), um einen der Wege zu erklären, die zum Schließen des Stomas führen. Beim Öffnen des Stomas wird eine Steigerung der CO_2-Assimilierung ermöglicht, was zur Folge hat, daß in den Interzellulärräumen die CO_2-Konzentration gesteigert wird. Das cytoplasmatische Enzym PEP-Carboxylase katalysiert die CO_2-Fixierung zu PEP. Dabei wird Oxalacetatsäure (OAA) gebildet. OAA wird gleichzeitig durch Malat-Dehydrogenase reduziert. Die Apfelsäure-Synthese erzeugt zwei Protonen, welche wiederum einen negativen elektrogenen Protonen-Gradienten erzeugen, der nach der chemi-osmotischen Theorie eine Protonenpumpe bildet. Andererseits erzeugt die Produktion organischer Malat-Anionen, welche als Gegenionen für Kalium-Transport dienen, eine Abnahme der Konzentration an Kalium-Ionen, so daß als Folge das Milieu in den Interzellulärräumen saurer wird. Diese Säuerung bewirkt auf der einen Seite eine Steigerung des intrazellulären pH-Wertes, auf der anderen Seite eine Abnahme des osmotischen Gehalts in den Schließzellen, was wiederum zu einer Turgorabnahme und damit zum Schließen des Stomas führt. Die Regulierung des intrazellulären pH-Wertes ist eine für alle Zellen sehr wichtige homöostatische Anforderung. Ein hoher Malat-Gehalt und ein niedriger pH-Wert hemmen den Vorgang der PEP-Carboxylase. Die Aktivität des Enzyms Malat wird erhöht, wenn der Cytoplasmatische pH-Wert sinkt. Der aktive Ionen-Transport, welcher von den metabolischen Prozessen abhängt, ist als regulatorischer Vorgang vorgestellt worden, welcher beim Turgor der Schließzellen eine wichtige Rolle spielt, so daß sowohl eine Beschleunigung als auch eine Hemmung dieses Prozesses einen Verzögerungsfaktor verursacht. Alle chemi-osmotische Mechanismen, welche einen elektrogenischen Protonen-Gradienten in den Schließzellen beinhalten, kontrollieren alle Ionen-Ströme, die mit dem Öffnen des Stomas zusammenhängen.

Es gibt zwei Theorien, um den Mechanismus der Kopplung zwischen dem Elektronentransport in der Atmungskette und den Phosphorylierungsreaktionen zu erklären [56].

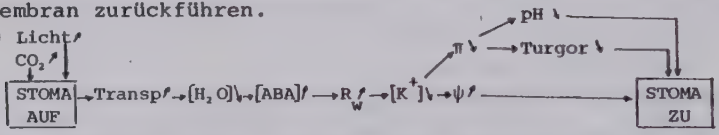
A. Einerseits die Theorie der chemischen Kopplung zwischen Elektronentransport und Phosphorylierung.
   Diese Theorie geht davon aus, daß der Energiebetrag, der beim Elektronentransport von einer Komponente der Atmungskette zur nächsten freigesetzt wird, zum Aufbau einer energiereichen Zwischenbindung zwischen einer Komponente der Atmungskette und einem Bestandteil des Phosphorylierungssystems dient. Dadurch werden der Elektronentransport und das Phosphorylierungssystem der Atmungskette als eine funktionelle Einheit deutlich, deren biologische Funktion der schrittweisen Entbindung von Energie und ihrer Konservierung in Form von chemischer Energie optimal angepaßt ist.
B. Die andere ist die chemi-osmotische Theorie der oxidativen Phosphorylierung. Die Grundlage dieser Theorie ist die Protonenimpermeabilität der inneren Mitochondrienmembran, die zur Ausbildung eines Protonengradienten auf beiden Seiten dieser Membran führt. Der Protonengradient ist nach dieser Theorie die Triebkraft für die ATP-Synthese.

Beide Theorien stehen sich zwar konträr, aber gleichberechtigt gegenüber und es ist heute noch nicht möglich, die eine oder die andere eindeutig anzuerkennen oder zu widerlegen.

Wir betrachten die Malat-Produktion als Verzögerungsfaktor, da ihre Wirkungsweise darin besteht, daß sie sowohl die Phosphorylierung in der Atmungskette als auch den Elektronentransport hemmt. Die ABA (Abscisinsäure), deren Wirkung an anderer Stelle erklärt wurde, könnte auch als Hemmstoff eine Rolle spielen, insoweit sie die oxidative Phosphorylierung hemmt, ohne eine Hydrolyse der Zwischenprodukte zu bewirken. Dadurch wird nicht nur die ATP-Synthese, sondern auch der Elektronentransport gehemmt. Unter Zugrundelegung der chemiosmotischen Hypothese läßt sich die Wirkung der Entkoppler auf eine

Erhöhung der Protonenpermeabilität in der inneren Mitochondrienmembran zurückführen.

b) Licht, CO_2



Das stomatäre Öffnen bewirkt einen Wasserverlust, verursacht durch den für den Gas-Austausch notwendigen Transpirationsprozess, wie in Abschnitt 4 beschrieben ist.
Zur gleichen Zeit, wie der Wassergehalt im Inneren der Pflanze eine gewisse Minimalgrenze erreicht, gibt es eine exponentielle Steigerung des Abscisinsäuregehaltes in den Schließzellen. Vielleicht wirkt sie hier auch als allosterischer Effektor. In den letzten Jahren nämlich hat man festgestellt, daß Abscisinsäure (ABA) die Permeabilität von Membransystemen und somit die Substanzaufnahme verändern kann ($[K^+]$ im Inneren der Schließzellen verringert sich). Auch die Rolle der Abscisinsäure bei der Ionenaufnahme bzw. -abgabe wurde überprüft. Dabei stellte sich heraus, daß ABA den K^+-Import in die Schließzellen und das Öffnen der Stomata unterbindet. Der Wirkungsmechanismus der Abscisinsäure als "Antiwelkungshormon" ist damit zwar noch keinesfalls völlig geklärt, aber man hat erkannt, daß ABA den Ionenhaushalt offensichtlich über eine Beeinflussung der Permeabilität peripherer Membransysteme zu steuern vermag.

Die Folge davon ist, daß der osmotische Gehalt sinkt und das Wasserpotential in den Schließzellen steigt, dem entsprechend verlieren sie an Turgor und es kommt zum Schließen der Pore.

Die ABA-Konzentration beginnt sehr schnell (fast exponentiell) zu steigen, wenn das Wasserpotential einen minimalen Wert von -10 bar (Turgor = 0) erreicht. Raschke [67] nimmt an, daß der ABA in den Chloroplasten des Mesophylls gebildet wird.

Hartung, W., Lüttage,U.,et al.[29] haben diskutiert, daß durch die Verzögerung, bewirkt durch den Transport von ABA von seinem Entstehungsort zu seinem Wirkungsort, auch die chemische Kinetik, die osmotischen Vorgänge und die Turgoränderungen beeinflußt werden. Gleichermaßen haben Alloway [2], van Kirch und Raschke [75], sowie Raghavendra [64] gefunden, daß der ABA stark hemmende Effekte auf den Photophosphorylierungscyclus aufweist, und demzufolge auf die Bildung der organischen Säure Malat. Es wurde auch ausführlich von Wilson [78], Humble and Raschke[36], MacRobbie [49], Glinka [22] diskutiert, daß, wenn man die Verzögerung berücksichtigt, die wegen der Zeit auftritt, in welcher der ABA sich von seinem Entstehungsort bis zu seinem Wirkungsort bewegt, auch die Turgoränderungen mit Verzögerung erfolgen sollten.

Eine schnelle Antwort auf die ABA-Wirkung, welche der schnellen Antwort auf das stomatäre Schließen entspricht, wird in [25], [1] gegeben. Sie ist die Hemmwirkung des ABA in der elektrogenen H^+-Pumpe durch die Produktionshemmung von Malat.

6. Das Zusammenwirken der verschiedenen Außen- und Innenfaktoren in den stomatären Mechanismen.

Die stomatäre Bewegung wird durch eine große Zahl von äußeren 1) und inneren 2) Faktoren beeinflußt, von denen die wichtigsten hier genannt werden sollen:

1) Intensität und Qualität von Licht, Temperatur, CO_2-Konzentration, Windgeschwindigkeit, Wasserversorgung, Nährsalzversorgung, Luftfeuchtigkeit.
2) CO_2-Konzentration, Chlorophyllgehalt, Wasserversorgung in den Schließzellen, Wasserpotential der Schließzellen, Turgor, Osmotischer Gehalt, pH, Temperatur, Versorgung mit Ionen und Kationen, Enzymausstattung, Wassergehalt der Schließzellen, Spaltöffnungsweite.

Eine so eindeutige Klassifizierung in innere und äußere Faktoren, wie es nach dieser Aufzählung erscheint, läßt sich natürlich nicht durchführen, da die inneren Faktoren sekundär mit kurzfristigen oder langfristigen Änderungen auf Außenfaktoren reagieren.

Trotzdem ist es zumindest theoretisch möglich, die beteiligten Faktoren so zu wählen, daß ihr Zusammenwirken eine optimale Beschreibung des betrachteten Prozesses hervorruft, ohne daß man das genau für den Einzelfaktor, wie die Lichtintensität oder die CO_2-Konzentration angeben muß. Daher ist es von großem Interesse, die Art des Zusammenwirkens aller beteiligten Faktoren zu untersuchen.

Während der Ausarbeitung eines mathematischem Modells werden folgende Faktoren berücksichtigt: Lichtintensität, atmosphäriches CO_2, CO_2 im Inneren der Zellen, Turgor (welchen man als proportional zur osmotischen Konzentration und zur Öffnung der Pore betrachtet), Malat-Konzentration im Inneren der Zelle und letzlich Wasserpotential.

6.1 Lichtintensität

Bei genügender Wasserversorgung, das heißt, wenn das Wasserpotential nicht zum Minimumfaktor wird, öffnen sich die Stomata im Licht und schließen sich bei Dunkelheit.

Die Schließzellen reagieren dabei sehr empfindlich auf Änderungen der Lichtintensität: Bewegungen können innerhalb von Minuten oder gar Sekunden beobachtet werden, und sofern die maximale Öffnung nicht erreicht wird, gehört zu jeder Lichtintensität ein bestimmter Öffnungszustand. Bei Erhöhung der Beleuchtungsintensität verringert sich die CO_2-Abgabe weiter, da ein größerer Anteil des durch die Atmung freigesetzten Kohlendioxyds durch steigende Photosynthese wieder verbraucht wird. Bei einer bestimmten Beleuchtungsstärke ist dann ein Punkt erreicht, bei dem der photosynthesebedingte CO_2-Verbrauch gerade der atmungsbedingten CO_2-Freisetzung gleicht. Die beiden gegenläufigen Prozesse kompensieren sich also gerade so, daß die CO_2-Konzentration konstant bleibt: hier spricht man vom Lichtkompensationspunkt. Bei Erhöhung der Beleuchtungsintensität über den Kompensationspunkt hinaus übersteigt die Photosyntheserate die Atmungsrate, so daß eine Netto-CO_2-Aufnahme durch das Stoma erfolgt. Diese apparente Photosynthese steigt so lange mit der Beleuchtungsstärke, bis die Grenze der Lichtsättigung erreicht ist.

Starke Sonneneinstrahlung bewirkt normalerweise einen erhöhten Wasserverlust durch Transpiration und damit die Gefahr des Wassermangels. C_4-Pflanzen begegnen dieser Gefahr, indem sie unter diesen Bedingungen Photosynthese bei teilweise geschlossenen Spaltöffnungen betreiben.

Die Lichtwirkung ist ziemlich komplex und daher liegt ein reiches Angebot von Hypothesen vor, die die Reaktionskette zu erklären suchen. Es liegt nahe, die Licht- und CO_2-Abhängigkeit durch eine Gleichung zu beschreiben, die der Michaelis-Menten-Gleichung ähnlich ist.

6.2 Intra- und interzelluläre CO_2-Konzentration.

Entsprechend wirkt sich bei hohen Lichtintensitäten eine bestimmte Änderung der intrazellulären CO_2-Konzentration stärker auf die Assimilationsrate aus als bei niedrigen.

Die Stomata öffnen sich um so weiter, je geringer die CO_2-Konzentration ist. Dabei wirkt sich die intrazelluläre CO_2-Konzentration stärker aus als die Außenkonzentration. Wenn man die bis jetzt ermittelten Ergebnisse verallgemeinern kann, reagieren Spaltöffnungen auf Änderungen der intrazellulären CO_2-Konzentration nur bis zu einem Minimalwert, der von der Malat-Konzentration im Inneren der Pflanzen abhängig ist.

Die CO_2-Aufnahme durch die Photosynthese erfolgt proportional zur äußeren CO_2-Konzentration. Dabei weist die CO_2-Abgabe durch die Atmung eine konstante Rate auf.

6.3 Äußere CO_2-Konzentration.

Eine Erhöhung der normalen CO_2-Konzentration der Atmospäre (340µl/l) setzt die Lichtsättigung herauf, ermöglicht bei hohen Lichtintensitäten also eine gesteigerte Lichtausnutzung.

Gleicherweise steigert eine Erhöhung der CO_2-Konzentration der Luft bei gegebener Beleuchtungsstärke den Photosynthese-Umsatz, bis die Konzentration der CO_2-Sättigung erreicht ist.

Das Ausmaß der Lichtatmung (auch Photorespiration genannt) ist auch vom CO_2-Gehalt der umgebenden Atmosphäre abhängig. Wird die CO_2-Konzentration der Luft niedriger, so sinkt die apparente Photosyntheserate.

Bei einer bestimmten CO_2-Konzentration, dem CO_2-Kompensationswert, halten sich die CO_2-Aufnahme durch Photosynthese, die CO_2-Abgabe durch Photorespiration und andere Atmungsprozesse gerade die Waage. Wird diese CO_2-Konzentration unterschritten, so übersteigt die Gesamtatmung die Photosynthese; die Pflanze gibt im Licht CO_2 an die Luft ab. Die CO_2-Kompensationskonzentration ist eine für den Stoffwechsel der Pflanze charakteristische, stark temperaturabhängige Größe.

Anhaltspunkte für die tatsächliche Größe des Turgordrucks liefern äußere Messungen des osmotischen Gehalts der Schließzellen, die Größe des CO_2-Ausstoßes nach Lichtabschaltung, die Höhe des CO_2-Kompensationspunktes, sowie die CO_2-Abgabe in CO_2-freie Luft im Licht.

6.4 Wasserpotential

Die Geschwindigkeit der Wasserabgabe und damit das Wasserpotential der Zellen ändert sich mit jeder Bewegung der Spaltöffnungen, solange die Atmosphäre nicht völlig mit Wasserdampf gesättigt ist. Auf der anderen Seite beeinflußt der Wasserverlust (Wasserpotentialerhöhung) seinerseits die Öffnungsweite der Stomata. Verschiedene Arbeiten [7], [13] zeigen, daß die Empfindlichkeit der Spaltöffnungen gegenüber Änderungen des Wasserpotentials groß ist.

Absolutbeträge im chemischen Potential lassen sich nicht angeben. Man bezieht daher das chemische Potential des Wassers in einem bestimmten Zustand auf reines Wasser unter Atmosphärendruck, dessen Potential konventionell gleich Null gesetzt wird. Die Differenz dieser beiden Potentiale teilt man durch das partielle Molvolumen des Wassers; um das Gesamt-Wasserpotential bzw. die Saugspannung ψ zu erhalten, und drückt es in bar oder atm aus. Stälfelt [72] beschreibt, daß sich die Stomata im hydroaktiven System schon vor der Minderung des osmotischen

Wertes schließen, daß also eine "nicht-osmotische Wasserabgabe" zu einem raschen Stomataschluß führt. Die Herabsetzung des osmotischen Wertes hätte nur den Charakter eines stabilisierenden Prozesses, dessen Bedeutung darin liegen würde, daß er einer Öffnung der Stomata vorbeuge, die nach Abklingen des Auslösungsprozesses eintreten würde. Nach [32], [41], [53] ist bei den hydroaktiven Schließbewegungen die enzymatische Herabsetzung des osmotischen Wertes, die ein weiteres Eindringen von Wasser aus den Nebenzellen in die Schließzellen verhindert, eine Folge des Wasserverlustes und des Wasserpotentials in den Schließzellen, nicht dessen Ursache. Läßt die Wasserversorgung nach, so steigt das Wasserpotential; die Schließzellen leiden aufgrund ihrer Transpiration sofort unter Wasserdefizit, verlieren ihre Turgeszenz und schließen den Porus. Die Reaktion wird stabilisiert durch eine enzymatische Erniedrigung des osmotischen Wertes, die ein erneutes Eindringen von Wasser in die Schließzellen aus den Nebenzellen erschwert. Somit läßt das Wasserpotential nach, der Wassergehalt und der osmotische Wert in den Schließzellen steigt, der Turgor nimmt zu und der Porus öffnet sich.

6.5 Turgor

Turgordruck bzw. Turgeszenz ist ein osmotisch bedingter Innendruck von Pflanzenzellen. Bei ausreichend hohem osmotischem Wert des Zellsaftes saugt die Zelle aus dem Außenmedium Wasser an, vergrößert sich dabei und spannt die bis zu einem gewissen Grade elastisch dehnbare Zellwand. Der entstehende Wanddruck und der Druck der umliegenden Zellen wirken einer fortgesetzten Wasseraufnahme entgegen und begrenzen die effektive Saugkraft der Zelle. Turgor und Gewebespannung sind an der Festigung des stomatären Apparates beteiligt.

6.6 Ionenverschiebungen und Malat-Konzentration

Der Turgor der Schließzellen wird also durch die CO_2-Konzentration reguliert, und zwar über eine Veränderung des osmotischen Wertes. Man kann beobachten, daß sich bei Belichtung innerhalb weniger Minuten K^+-Ionen in den Vakuolen der Schließzellen anhäufen, die offensichtlich von diesen aus den Nebenzellen aufgenommen werden. Die Kinetik dieser Ionenaufnahme stimmt mit derjenigen der Öffnungsbewegung überein.

Aus elektrochemischen Gründen muß eine entsprechende Vermehrung von Anionen in den Vakuolen gefordert werden. Das geschieht teilweise durch die gleichzeitige Aufnahme von Cl^-, teilweise durch organische Anionen, insbesondere Malat.

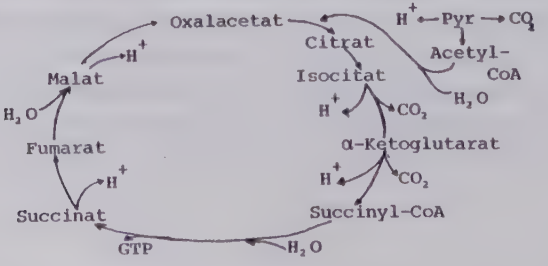
Quantitativ reichen diese Ionenverschiebungen aus, um den Anstieg des osmotischen Wertes und die dadurch verursachte Turgorzunahme zu erklären.Diese Ionenverschiebungen bewirken ein komplexes Geschehen. Das organische Anion Malat verhält sich als Gegenion für die Aufnahme von K^+, erzeugt zwei Protonen, welche wiederum einen negativen elektrogenen Protonengradienten erzeugen, der eine Protonenpumpe bildet. Andererseits führen Malat-Anionen als Gegenion zu K^+ zu einer Abnahme des osmotischen Wertes, so daß der pH-Wert sinkt. Ein niedriger pH-Wert hemmt den Vorgang der Photosynthese und dadurch steigt die CO_2-Konzentration im Innern der Schließzellen.

Die Malat-Konzentration, welche von den metabolischen Prozessen abhängt, ist als regulatorischer Vorgang gedeutet worden, welcher beim CO_2-Wert und beim Turgor der Schließzellen eine wichtige Rolle als Verzögerungsfaktor spielt, so daß dieser Faktor sowohl eine Beschleunigung als auch eine Hemmung des Turgors und des CO_2-Wertes verursacht.

7. Identifikation des Verzögerungsfaktors

In [14], [65], [50] wurde der Weg des Wasserstoffes als ein Vorgang betrachtet, in welchem während der Zeitdauer des Photosynthese-Transpiration-Prozesses kein Faktor erscheint, der als Effektor das stomatäre Öffnen oder Schließen beschleunigen oder verzögern könnte. Das heißt, man hat die Meinung vertreten, daß abgesehen vom Wasserpotential und vom osmotischen Gehalt in den Schließzellen alle anderen Faktoren, welche im Mechanismus der Pore mitwirken, konstant wären, ohne daß während diesem Mechanismus ein Verzögerungsfaktor eintrete.

Die Betrachtungen, daß Bernsteinsäure, Fumarsäure, Citronensäure und andere die Atmung katalytisch zu steigern vermögen, führten zur Theorie des Citronensäurecyclus. Der Pyruvatdehydrogenase-Komplex, der Teil des Citronensäurecyclus ist, stellt ein Multienzymsystem dar, das bei pflanzlichen Zellen in den Mitochondrien vorkommt. Das Pyruvatenzym, welches das wichtigere Enzym für den Ablauf des Citronensäurecyclus ist, besitzt für den Ablauf dieses Cyclus eine äußerst wichtige Kontrollfunktion infolge seiner allosterischen Eigenschaften. OAA, als allosterischer Effektor vermag die Pyruvatdehydrogenase in ihrer Aktivität zu steigern. Zufügung und Entfernung des Wassers erfolgt in Transstellung des Hin- und Rückreaktion Mal $\overset{+}{\leftarrow}$ OAA. Mittels der L-Apfelsäuredehydrogenase (Malathydrogenase) entsteht aus der L-Apfelsäure die Oxalessigsäure, mit welcher der Citronensäurecyclus geschlossen wird (Siehe Schema 6)



SCHEMA 6. Citronensäurecyclus

Diese zusammenfassende Betrachtung des Citronensäurecyclus muß weiterhin folgende Tatsachen berücksichtigen:

a) Der Citronensäurecyclus stellt den Hauptweg des Endabbaues der Kohlenhydrate dar,
b) er verbindet die Stoffwechselwege verschiedener Substanzgruppen und verschiedener Stoffwechselcyclen untereinander,
c) er spielt eine wichtige Rolle für die CO_2-Nachfrage der Pflanze und als Folge davon für das Öffnen bzw. Schließen der Pore.

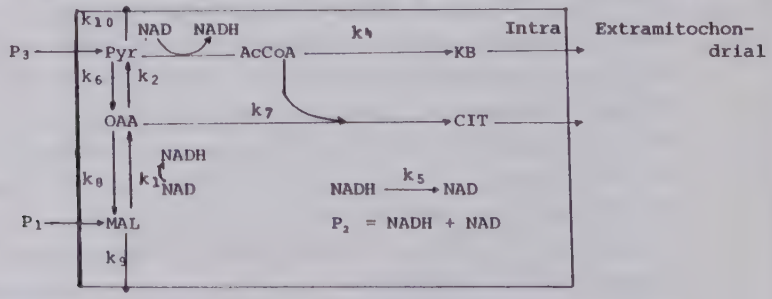
Das bedeutet, daß das Oxalacetat durch Konzentrationsänderungen eine Kontrolle auf die Citratbildung ausübt, was zu einer Erniedrigung der Citronensäurebildung und schließlich zu einer Verringerung der CO_2-Nachfrage führt.

Die Enzyme mit sigmoidalen Graphen haben im allgemeinen eine große regulatorische Bedeutung für den Stoffwechsel. Sie wurden von Monod [56] als allosterische Enzyme bezeichnet. Der Name "allosterisch" rührt daher, daß diese Enzyme in ihrer Aktivität durch Metabolite (Effektoren) beeinflußt werden. Der sigmoidale Graph, d.h. derjenige, die der sigmoidalen Kinetik entspricht, deutet auf eine Reaktion höherer Ordnung hin, die auftritt, wenn ein oligomeres Enzymprotein mehr als ein Substratmolekül bindet und die substratbindenden Zentren auf den verschiedenen Untereinheiten untereinander in Wechselwirkung stehen. Charakteristisch für ein allosterisches Enzym ist, daß Steilheit und Lage seiner S-Kurve durch bestimmte Metabolite verändert werden können. In diesem Fall wird das Pyruvatenzym durch den Metaboliten OAA beeinflußt. Man bezeichnet sie als Effektoren. Sie haben bei einer großen Gruppe allosterischer Enzyme keinen Einfluß auf ihre Maximalgeschwindigkeit, verändern aber die Affinität und die Kooperativität des Enzyms zum Substrat, d.h., sie stärken die Wechselwirkungen zwischen den substratbindenden Stellen am Enzymmolekül.

Das bedeutet, daß sie, wie erwähnt, chemisch wenig oder keine Verwandtschaft zu den Substraten eines allosterischen Enzyms zu haben brauchen, aber "Verstärkerwirkungen" auf die Enzymaktivität ausüben können.

Der Teil des Photosynthesecyclus, und zwar der Tricarboncyclus, welcher Teil des Citronensäurecyclus ist und durch den Pyruvatstoffwechsel gebildet wird, spielt eine sehr wichtige Rolle beim Auftreten eines Verzögerungsfaktors gegenüber Änderungen der CO_2-Konzentration im Inneren der Schließzellen. Die wichtigsten Reaktionen im Pyruvatstoffwechsel sind die Umwandlung von Pyruvat in Acetyl-C_0A durch Dehydrierung von Pyruvat und die Umwandlung von Pyruvat in OAA durch Carboxylierung von Pyruvat. Dieses letzte Enzym wird allosterisch durch das Produkt Acetyl-C_0A aktiviert, während das erste allosterisch durch das Produkt OAA aktiviert wird. Diese enzymatische Aktivierung verändert die Malat-Produktion, was wiederum, wie schon in dieser Arbeit erklärt, den Transport von K^+-Ionen zu den Schließzellen beeinflußt. Dieses wiederum vermindert bzw. beschleunigt den CO_2-Gewinn, folglich wird die CO_2-Konzentration im Inneren der Schließzellen verändert.

Dieser metabolische Vorgang wird im Schema 7 so beschrieben.

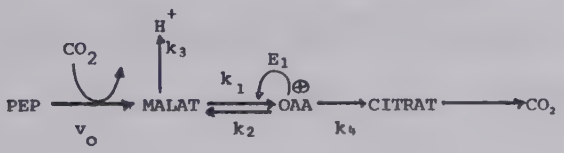


SCHEMA 7. Vereinfachtes Modell des Pyruvatstoffwechsels in den Mitochondrien (AcCoA = Acetyl-CoA, CIT = Citrat, KB = Ketonekörper).

Das wesentliche hier ist die Gegenwart eines Enzyms, welches durch sein eigenes Produkt aktiviert wird. Änderungen des Aktivierungsparameters dieses Enzyms verändern die Rate der Malatbildung und können eine Verzögerung der CO_2-Fixierung bewirken.

Das Enzym ist Pyruvatcarboxylase, welche die reversible Reaktion Malat $\rightleftarrows$ OAA katalysiert, gleichzeitig durch das Produkt OAA aktiviert wird. Alle anderen Enzyme katalysieren keine Umkehrreaktionen. Im folgenden Sei S_1 die Malat-Konzentration und S_2 die OAA-Konzentration. Weiter sei v_o die Eingangsenergie des Stoffwechsels und τ der Aktivierungsparameter von E_1. Dann ergeben sich die folgenden Gleichungen.

Das Schema 8 veranschaulicht die Behauptung.



SCHEMA 8. Tricarboncyclus.

Nimmt man an, daß die Aktivität aller Enzyme von der Malat-Konzentration und der Eingangsenergie v_o des Stoffwechsels, die konstant ist, linear abhängig ist, so ist

$$\frac{dS_1}{dt} = v_o - (k_1 S_1 - k_2 S_2)(1 + q S_2^{\tau}) - k_3 S_1$$

die Änderung von S_1 , wo τ und q die Aktivierungsparameter von E_1 sind, während

$$\frac{dS_2}{dt} = (k_1S_1 - k_2S_2)(1+qS_2^I) - k_4S_2$$

der Änderung von S_2 entspricht.

Sei

$$\frac{dS_1}{dt} = f_1(S_1,S_2) \quad , \quad \frac{dS_2}{dt} = f_2(S_1,S_2) \qquad (1)$$

wobei f_1, f_2 durch obige Gleichungen definiert sind.

Untersucht man die Stabilität des Systems in der Nähe eines Gleichgewichtszustands, um das Verhalten von Malat zu analysieren, so folgt im Fließgleichgewicht

$$f_1(S_1,S_2) = 0 \Rightarrow (k_1S_1 - k_2S_2)(1+qS_2^I) = v_o - k_3S_1 \qquad (2)$$

und

$$f_2(S_1,S_2) = 0 \Rightarrow (k_1S_1 - k_2S_2)(1+qS_2^I) = k_4S_2, \qquad (3)$$

damit ist

$$v_0 - k_3S_1 = k_4S_2$$

und

$$S_1 = \frac{v_o - k_4S_2}{k_3} = [\text{Mal}], \qquad (4)$$

so daß man aus (2) und (3) eine Gleichung bekommt, in welcher die Malat-Konzentration ausschließlich von den Parametern v_o, k_3, k_4 und von der OAA-Konzentration abhängig ist; wobei v_o die Eingangsenergie des Malat-Metabolismus ist, k_3 die Reaktionsgeschwindigkeit von Malat$\rightarrow H^+$ und k_4 die Reaktionsgeschwindigkeit der Citratbildung sind.

Andererseits erhält man aus (3) die Formel

$$S_1 = \frac{k_4 S_2 + k_2 S_2 (1+qS_2^\tau)}{k_1 (1+qS_2^\tau)} = [\text{Mal}] \qquad (5)$$

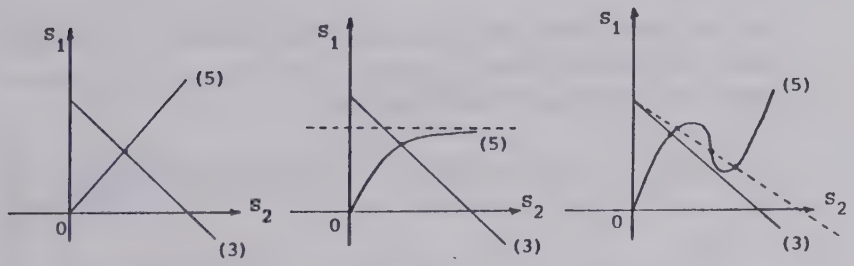
die die Abhängigkeit der Malat-Konzentration von dem Aktivationsparameter von E_1 darstellt und unabhängig von der Eingangsenergie v_o ist.

Aus den Identitäten (4), (5) erhält man eine Gleichung für S_2:

$$\phi(S_2) \equiv -v_o k_1 + (k_2 k_3 + k_1 k_4) S_2 + \frac{k_3 k_4 S_2^\tau}{(1+qS_2^\tau)} = 0 \qquad (6)$$

Hiermit wird dann die OAA-Konzentration durch (6) in Abhängigkeit von v_o, k_1, k_2, k_3, k_4, q und τ gegeben.

Diese Gleichung hat typischerweise eine oder drei Nullstellen (Siehe Abb. 1).



a) τ=0, ein Gleichgewichtpunkt.

b) τ=1, ein Gleichgewichtpunkt.

c) τ =2, ein oder mehrere Gleichgewichtpunkte (z.B. 3).

Abb. 1. (S_1, S_2)-Ebene.

Um sich einen möglich umfassenden Überblick über den Verlauf des Graphen der Funktion ϕ zu verschaffen, ist die Kenntnis der Anzahl und der Lage charakteristischer Kurvenpunkte (Nullstellen, relative Maxima und Minima, Wendepunkte) unerläßlich.

Die Funktion ϕ besitzt einen Wendepunkt bei

$$qs_2^\tau = -\frac{1+\tau}{1-\tau}$$

falls $\tau>1$ ist und ein relatives Maximum genau, wenn

$$\tau^2 - 2\tau\left(1 + \frac{2(k_2k_3-k_1k_4)}{k_3k_4}\right) + 1 > 0$$

ist, d.h. falls

$$\tau_1 = \frac{1}{2k_3k_4}\left((k_3k_4 + 2k_1k_3 + 2k_1k_4) + \sqrt{(1+2k_1k_3+2k_1k_4)^2-4k_3^2k_4^2}\right)$$

ist, besitzt das System genau drei Nullstellen.

Es ist interessant, das Verhalten des Systems in Abhängigkeit von τ zu studieren. Dafür wird man die Jacobimatrix des Systems folgendermaßen benutzen

$$J = \begin{pmatrix} -k_1(1+qs_2^\tau)-k_3 & , & k_2(1+qs_2^\tau) - \dfrac{k_4\tau qs_2^\tau}{(1+qs_2^\tau)} \\ \\ k_1(1+qs_2^\tau) & , & -k_2(1+qs_2^\tau) + \dfrac{k_4\tau qs_2^\tau}{(1+qs_2^\tau)} - k_4 \end{pmatrix}$$

mit

$$\text{Tr } J = -(k_1+k_2)(1+qS_2^\tau) - (k_3+k_4) + \frac{k_4\tau qS_2^\tau}{(1+qS_2^\tau)}$$

$$= -k_1(1+qS_2^\tau) - (k_2+k_3+k_4) - k_2qS_2^\tau + \frac{k_4\tau qS_2^\tau}{(1+qS_2^\tau)}$$

und

$$\text{Det } J = -\frac{k_3k_4\tau qS_2^\tau}{(1+qS_2^\tau)} + (k_2k_3+k_1k_4)(1+qS_2^\tau) + k_3k_4.$$

Es ist

$$\text{Det } J = (1+qS_2^\tau)\frac{d\phi}{dS_2} .$$

Also verschwindet die Determinante genau dort, wo ϕ eine doppelte Nullstelle hat, d.h. wenn zwei neue stationäre Punkte entstehen.

Die Gleichung für die Tr J = 0, also

$$-k_1(1+qS_2^\tau)^2 - (k_3+k_1+k_4+k_2qS_2^\tau)(1+qS_2^\tau)+k_4\tau qS_2^\tau = 0, \quad (7)$$

ist quadratisch in qS_2^τ. Für kleine τ ist also die Spur stets negativ.

Die in qS_2^τ quadratische Gleichung (7), d.h.

$$\Psi(qS_2^\tau) = -(k_1+k_2)(qS_2^\tau) - (3k_1+k_2+k_3+k_4-k_4\tau)(qS_2^\tau)$$

$$-(2k_1+k_3+k_4),$$

besitzt einen kritischen Punkt τ_o, worin die Funktion Ψ gleich Null wird. Dieser kritische Punkt τ_o ist auch der Punkt, wo die Spur der Jacobimatrix des Systems ihr Vorzeichen wechselt.

Also ist das kritische τ durch

$$\tau_o = 1 + \frac{1}{k_4}\left((k_1+k_2)+2\sqrt{(k_1+k_2)(2k_1+k_2+k_3)}+(2k_1+k_3)\right)$$

gegeben.

Falls $\tau < \tau_o$ ist, sind alle stationären Punkte mit Det $J > 0$ stabil, so daß das System keinen Verzögerungsfaktor aufweist.

II. Ein Wasserverhältnis-Modell für die stomatäre Bewegung der Pflanzen. (Modell von Delwiche und Cooke).

Bei Delwiche und Cooke [14] findet man eine vereinfachte Version eines drei-dimensionalen Modells, so daß die Diskussion des dynamischen Verhaltens durchführbar ist. Bei diesem Wasserverhältnis-Modell treten stabile, periodische Oszillationen auf. Die Autoren nehmen den Turgor in den Schließzellen (x) und den in den Nebenzellen (y) als adäquate Variablen. Das System hat die Form

$$\begin{aligned} \dot{x} &= (b_1 x + b_2 y + b_3(t) + b_4)\frac{1}{\xi_1} \\ \dot{y} &= (b_5 x + b_6 y + b_8(t) + b_9 + f(x,y))\frac{1}{\xi_1} \end{aligned} \tag{1}$$

wo die Funktion

$$f(x,y) = -\frac{2AVR_p(c_m - c_{ta})}{\frac{1}{D}\left[\delta_{ias} + \frac{(d+r)}{mA_{st}} + \xi\sqrt{\frac{1}{V}}\right]} = -\frac{2\,AVR_p(c_m - c_{ta})}{R_t} \tag{2}$$

ist, und

$$A_{st} = \pi b(b_o + b_g x + b_s y)$$

der Mittelwert der Porenweite ist. R_t ist der Diffusionswiederstand des Wasserdampfes, $b_o, b, b_g, b_s, b_1, \ldots, b_9, \xi, V, R_p$, c_m, c_{ta}, $d, r, v, n.D, \delta_{ias}, \xi_1$ sind verschiedene Parameter, die aus Experimenten bestimmt werden wollen. Es erhebt sich natürlich die gewöhnliche Frage, ob ein System mit so vielen Konstanten noch ein sinnvolles Modell liefert. Nach Skalierung ist die Zahl der Parameter jedoch deutlich niedriger. Das Modell ist ein nichtlineares System erster Ordnung. Wichtig ist, zu untersuchen, wie stabil das Verhalten gegenüber Änderungen der Parameter ist.

In Ihrer Arbeit erhalten Delwiche und Cooke das Phasen-

bild ihres Modells durch numerische Integration, die für gewisse Parameter einen stabilen "limit-cycle" und einen instabilen Punkt "P" ergibt. Der "limit-cycle" beschreibt eine autonome Oszillation, die biologisch folgendermaßen interpretiert werden kann.

Die Wasserverdunstung von Mesophyll- und Nebenzellen in die äußere Atmosphäre findet durch das Stoma statt. Dieser Wasserverlust gleicht sich durch einen Fluß aus den Wurzeln durch das Gefäßsystem wieder aus. Das sich ergebende Sinken des hydrostatischen Druckes in den Schließzellen verursacht, daß das Stoma fast schließt. Das fast geschlossene Stoma reduziert die Verdunstungsrate und steigert den Wassergehalt in den Mesophyll- und Nebenzellen. Hierdurch diffundiert das Wasser in die Schließzellen zurück, die ihren hydrostatischen Druck vergrößern, und das Stoma öffnet sich wieder fast ganz. Dies ist nur eine Beschreibung des Phänomens, noch keine physikalische Erklärung. Die Nichtlinearität ihres Modells ergibt sich aus der Widerstandsschwelle der Wandzellen gegen den Wasserdampfaustausch (R_t) und daraus, daß die Öffnungswerte sich verändern. Die mathematische Vereinfachung vom drei- zum zweidimensionalen System vernachlässigt die Wirkung der Mesophyllzellen auf die Wasserverhältnisse in den Schließzellen und Nebenzellen.

In einer weiteren Arbeit vereinfachten Rand, Upadhayaya, Cooke und Storti [65] das Modell, indem sie die Funktion $f(x,y)$ durch eine stückweise lineare Funktion ersetzten. Die Porenweite ist durch die Funktion

$$W = k(c_2x - c_3y)\, H\,(c_2x - c_3y) \qquad (3)$$

gegeben, mit W = Porenweite; $k, c_2, c_3 > 0$, H

$$H(x) \equiv \begin{cases} 1 & \text{für } x \geq 0 \\ 0 & \text{für } x < 0 \,. \end{cases}$$

Mit dieser Änderung lautet das System von Delwiche und Cooke

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -a_1 x + a_2 y + b_1 \\ \dot{y} &= a_3 x - a_4 y + b_2 - f(x,y) \end{aligned} \tag{4}$$

wo

$$f(x,y) = \frac{c_1}{1 + \frac{1}{c_2 x - c_3 y}} H(c_2 x - c_3 y)$$

$$= \frac{c_1 (c_2 x - c_3 y)}{1 + (c_2 x - c_3 y)} H(c_2 x - c_3 y) \tag{5}$$

ist, und $a_1, a_2, a_3, a_4, b_1, b_2, c_1, c_3 > 0$ sind.

1. Analyse des dynamischen Verhaltens

1.1 Untersuchung der Saugspannungsdifferenz

Setzt man zunächst $u = c_2 x - c_3 y$, die der Saugspannungsdifferenz entspricht, in (3) und (5) ein, so folgt:

$$W = k\, u\, H(u) \qquad \text{(Die Porenweite-Funktion)}$$

$$\tilde{f}(u) = \frac{c_1 u}{1+u} H(u) \qquad \text{(Die Sättigungsfunktion der Saugspannungsdifferenz)} \tag{6}$$

$$H(u) \equiv \begin{cases} 0 & u \le 0 \\ 1 & u > 0 \end{cases} \qquad \text{(Die stückweise Funktion)}$$

Die Abb. 1 zeigt die f(x,y)-Funktion

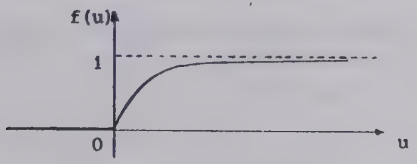


Abb. 1 Sättigungsfunktion der Saugspannungdifferenz.

Die Gerade u = O, d. h. $y = \frac{c_2}{c_3} x$, teilt die (x,y)-Ebene in zwei Gebiete:

A. In Gebiet I (Stressphase) ist u < O und damit H(u) = O. Daraus folgt W = O, f(x,y) = O, somit ist das System (4), (5) im Gebiet I linear und stetig.
Aus biologischer Sicht ist in diesem Gebiet die Pore ganz geschlossen, weil die Schließzellen ihren osmotischen Wert und damit ihre Saugspannung im Verhältnis zur Nebenzelle erniedrigt hat. Dies zeigt Abb. 2.

B. Im Gebiet II (Bewegungsphase) ist u > O und damit H(u) = 1. Daraus folgt W = ku, $\tilde{f}(u) = \frac{c_1 u}{1+u}$, somit ist das System im Gebiet II nicht linear
Im Gebiet u > O ist die Pore offen, weil der Druck der Schließzellen groß im Verhältnis zum Druck der Nebenzellen ist.

Da die Funktion $\tilde{f}(u) \longrightarrow \begin{cases} \frac{c_1 u}{1+u} & u > 0 \\ 0 & u \leq 0 \end{cases}$ (7)

stetig und Lipschitz-beschränkt ist, hat f(x,y) in (6) dieselbe Eigenschaft.

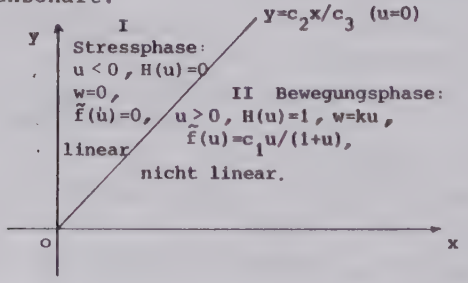


Abb. 2. Phasen der Porenweitefunktion.

1.2 Untersuchung von x

Hier wird die Differentialgleichung für x bei vorgegebenem y betrachtet.

$$\dot{x} = -a_1 x + (b_1 + a_2 y) .$$

Dabei bedeutet die Variable x den hydrostatischen Druck in der Schließzelle und y den hydrostatischen Druck in der Nebenzelle.
Die Variablen x und y, jede für sich allein, genügen der Gleichung eines "Tiefpasses", d.h. die Lösungen streben exponentiell gegen eine stationäre Lage. Zwischen x und y besteht eine wechselseitige positive Rückkopplung in (4). Diese lineare Differentialgleichung ("Tiefpassfilter") löst man wie folgt.

Sei $\hat{b}_1 = b_1 + a_2 y = \text{konstant}.$

Man kann mit $e^{a_1 t}$ multiplizieren, so daß

$$(e^{a_1 t} x)^{\cdot} = \hat{b}_1 \, e^{a_1 t} .$$

Aus den Ableitungsprodukten und aus deren Integral folgt

$$x(t) = e^{-a_1 (t-t_o)} x(t_o) + \int_{t_o}^{t} e^{-a_1 (t-S)} \hat{b}_1 \, dS$$

die der Lösung der Differentialgleichung entspricht.
Für $a_1 = 1$ verhält sich die exponentielle Funktion wie in Abb. 3.

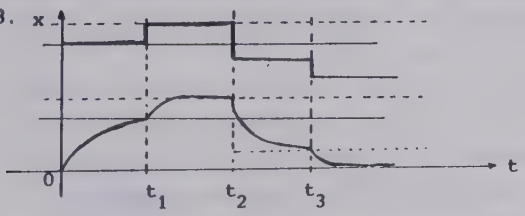


Abb. 3. Verhalten des Schließzellendruckes.

Das heißt, es wird eine Steigerung des Wasserpotentials der Schließzellen geben, die nur durch b_1, welches dem Anfangswert der Saugspannungsdifferenz entspricht, begrenzt sein kann. Das Wasserpotential steigt bis zu einer gewissen Schwelle, die den Gleichgewichtszustand zwischen osmotischem und hydraulischem Druck beschreibt. Nachdem es diese unter normalen Bedigungen erreicht hat, fängt der osmotische Druck unter licht- und photosynthetischen Bedingungen an zu steigen, so daß eine Verringerung des hydraulischen Druckes mit der Zeit folgt.
Die Steigerung des hydraulischen Druckes der Schließzellen läßt sich erklären durch das Einströmen von Wasser aus den Neben- und Mesophyllzellen, das einen symplasmatischen oder protoplasmatischen Weg nimmt. Andererseits folgt die Verringerung aus der Wirkung des Transpirations-Kohlendioxydgewinn-Prozesses auf den Wassergehalt des Zellinnern.

Unter normalen Bedingungen von äußeren und inneren Faktoren soll dieses Verhalten zu einem Schwingungsprozeß führen.

1.3 Untersuchung der Gleichung für y

Es wird jetzt das System (4) für die Variable y bei vorgegebenem x untersucht, damit

$$\dot{y} = -a_4 y + (b_2 + a_3 x) - f(x,y)$$

ist, mit f(x,y) wie in (6). Da f(x,y) einen Unstetigkeitspunkt bei $u = -1$, d. h. eine Stelle, wo die Funktion nicht definiert ist, hat, schränkt man den Definitionsbereich auf $u > -1$ ein.
Sei $\hat{b}_2 = b_2 + a_3 x$ = konstant, daraus folgt

$$\dot{y} = -a_4 y + \hat{b}_2 - f(x,y).$$

Hier lassen sich zwei Fälle unterscheiden. Der eine ergibt sich aus den Bedingungen im Gebiet I, der andere aus denen im Gebiet II.

Fall I: $u \leq 0$, $H(u) = 0$, $f(x,y) = 0$, daher hat

$$\dot{y} = -a_4 y + \hat{b}_2$$

ein vergleichbares Verhalten zu dem der x-Variablen, d. h.

$$y(t) = e^{-a_4(t-t_o)} y(t_o) + \int_{t_o}^{t} e^{-a_4(t-t_o)} \hat{b}_2 \, ds.$$

Hier läßt sich die Steigerung des Wasserdruckes der Nebenzellen durch die folgende Beschreibung erklären: Die Anhäufung des Wassers in den Nebenzellen findet statt, wenn es eine gute Wasserversorgung durch die Wurzeln gibt. Über das Gefäßsystem kann im Extremfall Wassersättigung erreicht werden.
Die Verringerung des hydraulischen Druckes läßt sich auch durch die Steigerung ihres osmotischen Druckes erklären.

Fall II: $u > 0$, $H(u) = 1$, $\tilde{f}(u) = \dfrac{c_1 u}{1+u}$, dann gilt:

$$\dot{y} = -a_4 y + \hat{b}_2 - \frac{c_1 u}{1+u}$$

$$u = \hat{c}_2 - c_3 y$$

mit $\hat{c}_2 = c_2 x$, d. h.

$$\dot{y} = -a_4 y + \hat{b}_2 - \frac{c_1(\hat{c}_2 - c_3 y)}{1 + \hat{c}_2 - c_3 y}$$

Damit wird die Steigerung des hydraulischen Druckes der Nebenzellen immer durch die Saugungskraftdifferenz u beeinflußt. Die Saugspannung der Schließzellen kann immer durch Aufnahme von K^+-Ionen in kurzer Zeit erhöht werden,

da diese den osmotischen Wert des Schließzellen ganz erheblich steigern können, so daß $u > 0$ zur Folge wird. Schließlich muß nach unseren Überlegungen eine Änderung der Wasserpermeabilität zwischen Schließ -und Nebenzellen stattfinden. Letzten Endes verschiebt sich damit das dynamische Gleichgewicht zwischen Wasseraufnahme und Wasseraufgabe, die von der ABA-Produktion abhängig ist.

2. Systeme mit skalarer Nicht-Linearität.

Unter einem System mit skalarer Nichtlinearität sei eine Gleichung der Form

$$\begin{aligned} \dot{z} &= Az + b + cf(u) \\ u &= g^*z \end{aligned} \tag{8}$$

verstanden. Dabei sei $f: \mathbb{R} \to \mathbb{R}$ eine skalare Funktion, $b,c,g \in \mathbb{R}^n$ sind Spaltenvektoren, und A ist eine quadratische Matrix der Ordnung n. Die Lösung z nimmt Werte in $\mathbb{R}^n$ an.

Es werde vorausgesetzt, daß die Matrix A nicht singulär ist.

Sei z ein stationärer Punkt von (8) und $u = g^*z$.

Dann gilt

$$z = -A^{-1}(b + cf(u)) \tag{9}$$

also

$$u = -g^*A^{-1}b - g^*A^{-1}cf(u) \tag{10}$$

Daher ist u eine Lösung der Gleichung

$$F(u) = g^*A^{-1}cf(u) + u + g^*A^{-1}b = 0 \qquad (11)$$

Ist umgekehrt u eine Lösung von (11), so sei z nach (9) gebildet. Dann gilt

$$Az + b + cf(u) = 0$$

aber auch

$$g^*z = -g^*A^{-1}b - g^*A^{-1}cf(u) = u.$$

Also besteht eine eindeutige Beziehung zwischen den Nullstellen von F und den stationären Punkten des Systems (8).

Ist $g^*A^{-1}c = 0$, so gibt es für beliebiges f nur den einen stationären Punkt

$$z = -A^{-1}b - A^{-1}cf(-g^*A^{-1}b).$$

Die Jacobi-Matrix des System (8) ist

$$J = A + f'(u)cg^*. \qquad (12)$$

Sie entsteht aus der Matrix A durch Störung mit einer Matrix vom Rang 1. Man erhält die einfache Beziehung

$$\begin{aligned} \det J &= \det (A + f'(u)cg^*) \\ &= \det A \cdot \det(I + f'(u)A^{-1}cg^*) \\ &= \det A \cdot (1 + g^*A^{-1}cf'(u)) \\ &= \det A \cdot F'(u) \\ &=: D \cdot F'(u), \end{aligned} \qquad (13)$$

denn allgemein gilt

$$\det (I + xy^*) = 1 + y^*x.$$

Diese Beziehung (13) gilt insbesondere an stationären Punkten.

Eine analoge Beziehung erhält man für die Spur

$$\text{tr } J = \text{tr } (A + f'(u)cg^*) = \text{tr } A + f'(u)g^*c \qquad (14)$$

Falls $g^*A^{-1}c \neq 0$ ist, kann man die Spur durch F'(u) ausdrücken

$$\text{tr } J = \text{tr } A - \frac{g^*c}{g^*A^{-1}c} + \frac{g^*c}{g^*A^{-1}c} F'(u) \qquad (15)$$

Betrachte speziell eine Funktion f mit den folgenden Eigenschaften

$$0 \leq f(u) \leq 1 \;, \quad \lim_{u \to -\infty} f(u) = 0 \;, \quad \lim_{u \to \infty} f(u) = 1$$

$$f'(u) > 0 \;, \quad uf''(u) < 0 \quad \text{für } u \neq 0$$

(siehe Abb. 4).

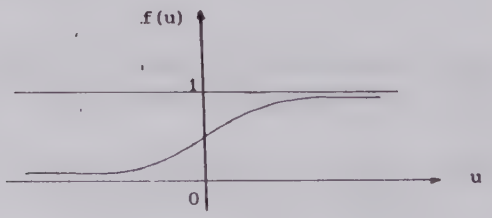


Abb. 4. Funktion f(u): $\mathbb{R} \longrightarrow (0,1)$

Für jedem möglichen Wert der Parameter A,b,c,g gibt es höchsten drei stationäre Punkte.
Fall 1: F hat genau eine einfache Nullstelle u_1. Da $F(u) \to \pm\infty$ für $u \to \pm\infty$,ist $F'(u_1) > 0$ und

$$\operatorname{sgn} \det J(u_1) = \operatorname{sgn} \det A \tag{16}$$

Fall 2: F hat genau drei einfache Nullstellen u_1, u_2, u_3. Wie eben folgt $F'(u_1) > 0$, $F'(u_2) < 0$, $F'(u_3) > 0$ und damit

$$\operatorname{sgn} \det J(u_1) = (-1)^i \operatorname{sgn} \det A \qquad i=1,2,3. \tag{17}$$

Über das Vorzeichen von tr J läßt sich schwer eine allgemeingültige Aussage machen. Aus (15) folgt jedoch die übersichtliche Formel

$$\operatorname{tr} J = \operatorname{tr} A + \frac{g^* c}{g^* A^{-1} c} \left[\frac{\det J}{\det A} - 1 \right] . \tag{18}$$

Die Spur ist also eine lineare Funktion der Determinante.

Nicht betrachtet wurde der triviale Fall, wo es keine Nullstelle gibt und der Grenzfall, wo es eine Doppelnullstelle gibt.

2.1. Stabilitätsanalyse des Systems

Wir wenden diese Überlegungen auf das System

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -a_1 x + a_2 y + b_1 \\ \dot{y} &= a_3 x - a_4 y + b_2 - c_1 f(u) \\ u &= c_2 x - c_3 y \end{aligned} \tag{19}$$

an. Dann ist

$$z = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} , \quad A = \begin{pmatrix} -a_1 & a_2 \\ a_3 & -a_4 \end{pmatrix} , \quad c = \begin{pmatrix} 0 \\ -c_1 \end{pmatrix}$$

$$b = \begin{pmatrix} b_1 \\ b_2 \end{pmatrix} \quad , \quad g^* = (c_2, c_3)$$

Dabei ist f(u) eine der beiden Funktionen:

a)
$$f_1(u) = \begin{cases} 0 & \text{für } u \leq 0 \\ \frac{u}{1+u} & \text{für } u > 0 \end{cases}$$

b)
$$f_2(u) = \frac{e^u}{1+e^u} \quad , \quad \text{für alle } u \in \mathbb{R} .$$

Beide Funktionen sind stetig und global Lipschitz-beschränkt. Die Lösungen existieren also global.

Die Funktion f_1 erfüllt nicht alle vorher genannten Voraussetzungen, trotzdem bleiben die Aussagen sinngemäß richtig, solange nicht ein stationärer Punkt bei u = 0 auftritt.

Statt f_2 könnte man irgendeine andere positive, monotone, beschränkte Funktion mit den vorgenannten Eigenschaften wählen.

Es gilt

$$0 \leq f_1'(u) \leq 1 \qquad u \neq 0$$

$$0 \leq f_2'(u) \leq 1/4$$

(siehe Abb. 5).

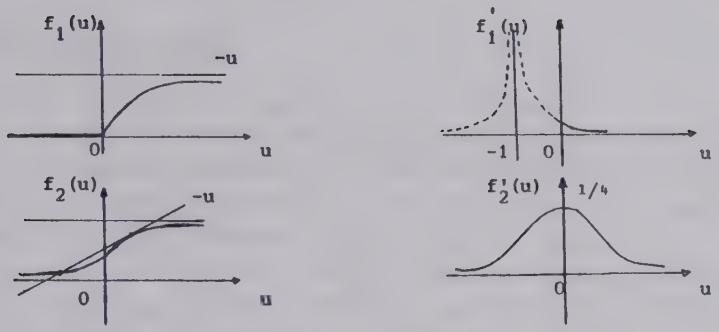


Abb. 5. Lösungskurve f_1 und f_2

Wegen

$$A^{-1} = -\frac{1}{a_1a_4 - a_2a_3}\begin{pmatrix} a_4 & , & a_2 \\ a_3 & , & a_1 \end{pmatrix}$$

hat die Funktion F die explizite Gestalt

$$F(u) = g^*A^{-1}cf(u) + u + g^*A^{-1}b \tag{22}$$

mit

$$g^*A^{-1}c = -c_1\frac{-c_2a_2 + c_3a_1}{a_1a_4 - a_2a_3} = c_1\frac{a_2c_2 - a_1c_3}{a_1a_4 - a_2a_3}$$

$$= \frac{c_1}{\det A}(a_2c_2 - a_1c_3)$$

und

$$g^*A^{-1}b = \frac{(a_3c_3 - a_4c_2)b_1 + (a_1c_3 - a_2c_2)b_2}{a_1a_4 - a_2a_3}$$

Im vorliegenden Fall sind die Determinante, die Spur und die Diskriminante der Matrix

$$J = \begin{pmatrix} -a_1 & , & a_3 \\ a_2+c_1c_2f'(u) & , & -a_4-c_1c_3f'(u) \end{pmatrix}$$

gleich

$$\det J = (a_1a_4 - a_2a_3) + c_1(a_1c_3 - a_3c_2)f'(u)$$

$$\operatorname{tr} J = -(a_1 + a_4) - c_1c_3f'(u) \qquad (23)$$

$$\operatorname{Discr} J = (a_1 - a_4 - c_1c_3f'(u))^2 + 4a_3(a_2+c_2c_3f'(u))$$

3. Bifurkationsanalyse

Durch numerische Integration erhalten Rand et al. [65] mehrere Phasenebenen des Delwiche und Cooke Modells, indem sie als Bifurkationsparameter einen μ-Wert einsetzen, der im Intervall [0.8;1.2] liegt. Für $\mu>\mu_o=1.01026$ wird der Gleichgewichtspunkt stabil, während sich ein unstabiler limit cycle Ω' bildet, wobei der stabile limit cycle Ω erhalten bleibt. Der Prozess, welcher zu einem limit cycle Ω führt, wenn der Gleichgewichtspunkt bei gleichzeitiger Veränderung des Parameters μ vom unstabilen zum stabilen Zustand übergeht, heißt Hopfbifurkation.

Hier wird als Bifurkationsparameter μ die Zunahme des osmotischen Gehalts in den Schließzellen angenommen, dabei sind $b_1= k_1+k_2\mu$, $b_2= k_3-k_4\mu$.

Die oszillatorische Bewegung der Pore kann wie folgt interpretiert werden: Durch Transpiration verengt sich der Turgor in den Schließzellen und damit verengt sich die Pforte der Pore. Hierdurch wird die Transpiration erniedrigt, der hydrostatische Druck in den Neben- und Mesophyllzellen steigt. Anschließend steigt wieder der Turgor in den Schließzellen an, damit erweitert sich die Pore.

3.1 Bifurkationstheorie

Es sollen durch Untersuchung der Hopfbifurkation die numerischen Ergebnisse von [65] überprüft werden.

Hierzu wird zuerst des Phänomen der Hopfbifurkation in Anschluß an Marsden und McCracken [52] erklärt. Diese Autoren betrachten das allgemeinere System

$$\dot{x} = f(\xi, \eta, \mu)$$
$$\dot{y} = g(\xi, \eta, \mu) \qquad (24)$$

wo $f(\xi, \eta, \mu)$ und $g(\xi, \eta, \mu)$ k-mal ($k \geq 5$) stetig differenzierbare Funktionen sind. Es sei angenommen, daß es für alle μ und $\xi = 0$, $\eta = 0$ einen Gleichgewichtszustand des Systems gibt. Das heißt, es wird die Stabilität des Gleichgewichtszustands in $(0,0,\mu)$ betrachtet, dafür hat das linearisierte System folgende Bedingungen zu erfüllen: Eigenwerte $\lambda = \alpha(\mu) \pm i\omega(\mu)$ mit $\alpha(\mu) < 0$ für $\mu < \mu_o$; $\alpha(\mu) > 0$ für $\mu > \mu_o$; $\alpha'(\mu_o) \neq 0$, $\omega(\mu_o) \neq 0$. Damit wird gesichert, daß (20) eine periodische Lösung in der Nähe von μ_o hat. Es treten zwei mögliche Fälle auf:

a) Einer, wo es für $\mu < \mu_o$ einen limit cycle Ω' gibt, welcher stabil ist.
b) ein anderer, wo es für $\mu > \mu_o$ einen limit cycle gibt, der in diesem Fall unstabil ist.

Beide Fälle kann man folgendermaßen beschreiben:

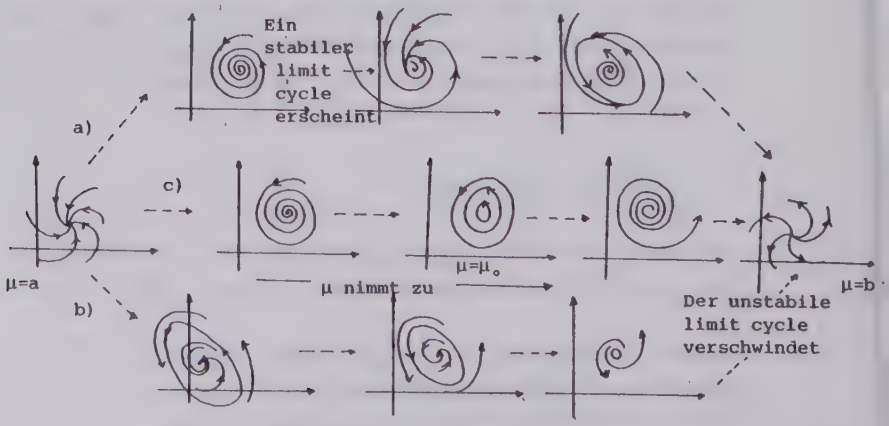


Abb. 6. Hopfbifurkationsfälle.

Es gibt verschiedene Ausartungsfälle , z.B. den, daß für $\mu = \mu_o$ ein Zentrum mit einer Familie geschlossener Lösungen auftritt (Fall c).

Fall a wird als superkritische (oder Vorwärtsverzögerung), Fall b als subkritische (oder Rückwertsverzögerung) bezeichnet.

Marsden und McCracken [52] und Hassard, Kazarinoff und Wan [35] geben Formeln für die Richtung der Verzögerung an, wir folgen [31].

Man transformiert das System auf eine Gestalt

$$\begin{aligned} \dot{\xi} &= \omega\eta + F(\xi,\eta,\mu) \\ \dot{\eta} &= -\omega\eta + G(\xi,\eta,\mu) \end{aligned} \tag{25}$$

wobei F und G von höherer Ordnung in ξ, η sind. Dann bildet man

$$\begin{aligned} S = \omega(&F_{\xi\xi\xi} + F_{\xi\eta\eta} + G_{\xi\xi\eta} + G_{\eta\eta\eta}) \\ &-F_{\xi\eta}(F_{\xi\xi}+F_{\eta\eta}) + G_{\xi\eta}(G_{\xi\xi}+G_{\eta\eta}) + F_{\xi\xi}G_{\xi\xi} - F_{\eta\eta}G_{\eta\eta} \end{aligned} \tag{26}$$

wobei die Funktionen jeweils an der Stelle $(\xi,\eta,\mu)=(0,0,\mu_o)$ ausgewertet sind. Das Vorzeichen von S bestimmt dann die Richtung der Bifurkation.

Hier ist $\omega=\omega(\mu_o)$ die Frequenz der linearisierten Bewegung bezüglich der Bifurkation. Die vorhergehende Theorie wird durch folgende Schritte beschrieben:

1. Es sollen die Gleichgewichtspunkte berechnet werden.

2. Das System wird bei (x_o, y_o) linearisiert.
3. Es soll der Bifurkationswert $\mu=\mu_o$ berechnet werden.
4. Es sollen die Koordinaten des linearisierten Systems umgeformt werden.
5. Das S-Vorzeichen soll berechnet werden.

3.2 Berechnung der Bifurkationsfälle

1. Berechnung des Gleichgewichtes.

Es wird angenommen, daß der Gleichgewichtspunkt im Bereich II liegt. Dann erfüllt der Gleichgewichtspunkt die Gleichung

$$\begin{aligned} & -a_1 x_o + a_2 y_o + b_1 = 0 \\ & a_3 x_o - a_4 y_o + b_2 - \frac{c_1}{1 + \frac{1}{c_2 x_o - c_3 y_o}} = 0 \end{aligned} \tag{27}$$

im Bereich wo $x > (c_3/c_2)y$ und die Funktion $F(x_o, y_o)$ überall stetig ist.

Aus (27) folgt

$$x_o = (a_2/a_1) y_o + (b_1/a_1)$$

und

$$a_3 \frac{a_2 y_o + b_1}{a_1} - a_4 y_o + b_2 - \frac{c_1}{1 + \frac{1}{\frac{c_2(a_2 y_o + b_1)}{a_1} - c_3 y_o}} = 0$$

Löst man diese Gleichung nach y_o auf, so folgt

$$\frac{a_3(a_2y_o+b_1)}{a_1} - a_4y_o+b_1 - \frac{c_1(c_2(a_2y_o+b_1)-a_1c_3y_o)}{c_2(a_2y_o+b_1)-a_1c_3y_o+a_1} = 0$$

und schließlich aus

$$[a_2(a_2c_2-a_1c_3)(a_3-a_4)]y_o^2 + [2a_2a_3b_1 + a_2c_2(a_2-a_4)b_1$$

$$-a_1c_3(a_2+a_3)b_1-a_2(a_2c_1c_2-a_1a_3-a_4)]y_o + [c_2(a_3+a_2)b_1^2$$

$$- (a_2c_1c_2-a_1a_2b_2)b_1] = 0$$

ist

$$y_o = \frac{-B\pm\sqrt{B^2-4AC}}{2A} \qquad (28)$$

$$A = a_2(a_2c_2-a_1c_3)(a_3-a_4)$$

$$B = 2a_2a_3b_1+a_2c_2(a_2-a_4)b_1-a_1c_3(a_2+a_3)b_1-a_2(a_2c_1c_2$$

$$- a_1a_3 - a_4)$$

$$C = c_2(a_3+a_2)b_1^2 - (a_2c_1c_2-a_1a_2b_2)b_1$$

explizit berechnet. Delwiche und Cooke geben für die Parameter $(a_1,a_2,a_3,a_4,b_1,b_2,c_1,c_2,c_3)$ aus Experimenten geschätzte Werte. Damit ist mittelbar auch μ gegeben und (x_o,y_o). In ihrer Arbeit erhalten Delwiche und Cooke die Phasenebene ihres Modells durch numerische Integration, die einen stabilen limit cycle und einen unstabilen Punkt ergibt. Später erhalten Holmes und Rand mehrere Phasenebenen des Delwiche und Cooke Modells indem sie einen μ-Wert einsetzen, der in der Nähe von $\mu=1$ liegt.

2. Das linearisierte System

Setzt man $x = x_o + \xi$, $y = y_o + \eta$ und $\dot{x} = \dot{\xi}$, $\dot{y} = \dot{\eta}$ im System ein

$$\dot{x} = -a_1 x + a_2 y + b_1$$

$$\dot{y} = a_3 x - a_4 y + b_2 - \frac{c_1(c_2 x - c_3 y)}{1 + c_2 x - c_3 y} \qquad (29)$$

$$u = c_2 x - c_3 y > 0$$

so kann das System linearisiert werden.

Aus der Taylor-Reihe und dem neuen (x,y)-Wert, folgt:

$$\dot{\xi} = -a_1(x_o+\xi) + a_2(y_o+\eta) + b_1$$

$$\dot{\eta} = a_3(x_o+\xi) - a_4(y_o+\eta) + b_2 + [f_x(x_o,y_o)\xi +$$

$$+ f_y(x_o,y_o)\eta] + \ldots\ldots\ldots\ldots$$

mit

$$f_x(x_o,y_o) = \frac{-c_1 c_2}{(1+c_2 x_o - c_3 y_o)^2}$$

$$fy(x_o,y_o) = \frac{c_1 c_3}{(1+c_2 x_o - c_3 y_o)^2}$$

dadurch kann das linearisierte System so geschrieben werden

$$\dot{\xi} = -a_1 \xi + a_2 \eta$$

$$\dot{\eta} = a_3 \xi - a_4 \eta - \frac{c_1 c_2 \xi}{(1+c_2 x_o - c_3 y_o)^2} + \frac{c_1 c_3 \eta}{(1+c_2 x_o - c_3 y_o)^2} \qquad (30)$$

Die Jacobimatrix des linearisierten Systems (30) ist

$$J = \begin{pmatrix} -a_1 & , & a_2 \\ a_3 - \dfrac{c_1c_2}{(1+c_2x_o-c_3y_o)^2} & , & -a_4 + \dfrac{c_1c_3}{(1+c_2x_o-c_3y_o)^2} \end{pmatrix}$$

Die Eigenwerte λ des Systems (30) genügen der Gleichung

$$\phi(\lambda) = \lambda^2 - (\text{Spur } J)\lambda + (\text{Det } J) = 0$$

mit

$$\text{Spur } J = -(a_1+a_4) + \frac{c_1c_3}{(1+c_2x_o-c_3y_o)^2}$$

und

$$\text{Det } J = (a_1a_4 - a_2a_3) + \frac{c_1(a_2c_2-a_1c_3)}{(1+c_2x_o-c_3y_o)^2} .$$

Mit

$$x_o = (a_2/a_1)y_o + (b_1/a_1)$$

folgt aus Spur $J = 0$, d.h.

$$(1+c_2x_o-c_3y_o)^2(a_1+a_4) - c_1c_3 = 0$$

die Gleichung

$$[(a_1+c_2b_1) + (c_2a_2-a_1c_3)y_o]^2 (a_1+a_4) - a_1^2c_1c_3 = 0.$$

Hiermit ergibt sich der (x_o,y_o)-Wert, welcher nur von den Veränderungen von μ und b_1 abhängig ist, (biologisch bedeutet das, daß dieser (x_o,y_o)-Wert allein von der

Veränderung des osmotischen Gehalts der Schließzellen abhängig ist), während der (x_o,y_o)-Wert aus der Arbeit von Cohen, Holmes und Rand zusätzlich von b_2 abhängt, d.h. auch von dem osmotischen Gehalt der Nebenzellen.

Bei den Autoren [65] ist $x_o = 11.0283$ und $y_o = 5.93226$. Mit $\omega^2 = \det J$, den Tabellen-Werten von Delwiche und Cooke und dem (x_o,y_o)-Wert aus den vorgegebenen Formeln, kann man den Wert $\omega = 0.856\alpha \ \sec^{-1}$ berechnen, der die Frequenz der periodischen Lösung ist.

3. Umformung des Systems

Um die Richtung der Bifurkation und die Stabilität des limit cycle zu berechnen, wird das System (30) in die kanonische Form

$$\dot{\xi} = \omega\eta$$

$$\dot{\eta} = -\omega\xi$$

umgeformt.

Um die richtige Umformung zu erreichen, sei

$$\xi = -a_2\tilde{\xi}$$

$$\eta = -a_1\tilde{\xi} - \omega\tilde{\eta}$$

welches äquivalent ist zu

$$x = x_o - a_2\tilde{\xi}$$

$$y = y_o - a_1\tilde{\xi} - \omega\tilde{\eta}$$

ist, somit gilt bei ξ

$$-a_2\dot{\tilde{\xi}} = -a_1(-a_2\tilde{\xi}) + a_2(-a_1\tilde{\xi} - \omega\tilde{\eta})$$

$$\dot{\tilde{\xi}} = \omega\tilde{\eta}$$

und bei η

$$-\omega\dot{\tilde{\eta}} = [a_3(-a_2\tilde{\xi}) - a_4(-a_1\tilde{\xi}-\omega\tilde{\eta})] + [f_x(x_o,y_o)(-a_2\tilde{\xi}) + f_y(x_o,y_o)(-a_1\tilde{\xi}-\omega\tilde{\eta})] + \ldots\ldots$$

$$= [(a_1a_4-a_2a_3)\tilde{\xi} + (a_4+a_1)\omega\tilde{\eta}] + [f_x(x_o,y_o)(-a_2\tilde{\xi}) + f_y(x_o,y_o)(-a_1\tilde{\xi}-\omega\tilde{\eta})] + \ldots\ldots$$

Sei

$$\tilde{f}(\tilde{\xi},\tilde{\eta}) = -\frac{1}{\omega}[f(-a_2\xi+x_o,-a_1\tilde{\xi}-\omega\tilde{\eta}+y_o), - f(x_o,y_o) - f_x(x_o,y_o)(-a_2\tilde{\xi}) - f_y(x_o,y_o)(a_1\tilde{\xi}-\omega\tilde{\eta})]$$

dann ist

$$\dot{\tilde{\eta}} = -\omega\tilde{\xi} + \tilde{f}(\tilde{\xi},\tilde{\eta})$$

4. Berechnung der Richtung der Bifurkation

Sei "~" weggelassen und

$$F(\xi,\eta,\mu) = \omega\eta$$

$$G(\xi,\eta,\mu) = -\omega\xi + f(\xi,\eta)$$

dann kann man "S" berechnen.

$F(\xi,\eta,\mu)$ hat keine Wirkung auf S, weil $F_{\xi\xi\xi} = 0$, $F_{\xi\xi} = 0$ $F_{\xi\xi\eta} = 0$, $F_{\xi\eta\eta} = 0$, $F_{\xi\eta} = 0$, $F_{\eta\eta} = 0$. Man kann $G(\xi,\eta,\mu)$ folgendermaßen schreiben:

$$G(\xi,\eta,\mu) = -\frac{1}{\omega}[f(-a_2\xi+x_o,-a_1\xi-\omega\eta+y_o)]$$

wo $f(x,y)$ wie am Anfang definiert ist, d.h.

$$G(\xi,\eta,\mu) = -\frac{1}{\omega}\left[\frac{-c_1}{1+\frac{1}{c_2(-a_2\xi+x_o)-c_3(-a_1\xi-\omega\eta+y_o)}}\right]$$

$$= \frac{c_1}{\omega}\left[1+\frac{1}{(a_1c_3-a_2c_2)\xi+c_3\omega\eta+(c_2x_o-c_3y_o)}\right]^{-1}.$$

Sei

$$u = c_2x_o-c_3y_o\ , \qquad v = c_3\omega\ , \qquad w = a_1c_3 - a_2c_2$$

wobei $u,v,w > 0$ sind, und setzt man diese in die Gleichung für $G(\xi,\eta,\mu)$ ein, so ergibt sich

$$G(\xi,\eta,\mu) = \frac{c_1}{\omega}\left[1+\frac{1}{w\xi+v\eta+u}\right]^{-1}$$

$$= \frac{c_1(w\xi+v\eta+u)}{\omega(w\xi+v\eta+u+1)}\ .$$

Die drei ersten Ableitungen von G, um S zu berechnen, lauten

$$G_\xi(\xi,\eta,\mu) = \frac{c_1}{\omega}\left[\frac{w}{(w\xi+v\eta+u+1)^2}\right]$$

$$G_{\xi\xi}(\xi,\eta,\mu) = \frac{c_1}{\omega}\left[\frac{-2w^2}{(w\xi+v\eta+u+1)^3}\right]$$

$$G_{\xi\xi\eta}(\xi,\eta,\mu) = \frac{c_1}{\omega}\left[\frac{6w^2v}{(w\xi+v\eta+u+1)^4}\right]$$

$$G_{\eta\eta\eta}(\xi,\eta,\mu) = \frac{c_1}{\omega}\left[\frac{6v^3}{(w\xi+v\eta+u+1)^3}\right]$$

$$G_{\xi\eta}(\xi,\eta,\mu) = \frac{c_1}{\omega}\left[\frac{-2wv}{(w\xi+v\eta+u+1)^3}\right]$$

$$G_{\eta\eta}(\xi,\eta,\mu) = \frac{c_1}{\omega}\left[\frac{-2v^2}{(w\xi+v\eta+u+1)^3}\right]$$

$$G_{\eta}(\xi,\eta,\mu) = \frac{c_1}{\omega}\left[\frac{v}{(w\xi+v\eta+u+1)^2}\right].$$

5. Die Berechnung von S

Wie schon bei (26) erwähnt, wird S durch die Formeln so definiert

$$S = \omega[(F_{\xi\xi\xi} + F_{\xi\eta\eta} + G_{\xi\xi\eta} + G_{\eta\eta\eta}) - F_{\xi\eta}(F_{\xi\xi}+F_{\eta\eta}) + F_{\xi\eta}(G_{\xi\xi}+G_{\eta\eta}) + F_{\xi\xi}G_{\xi\xi} - F_{\eta\eta}G_{\eta\eta}$$

Da die F-Ableitungen Null sind,bleibt

$$S = \omega(G_{\xi\xi\eta} + G_{\eta\eta\eta}) + G_{\xi\eta}(G_{\xi\xi}+G_{\eta\eta})$$

Indem man die vorher berechneten G-Ableitungen einsetzt, erhält man

$$S = \omega\left[\frac{c_1}{\omega}\left[\frac{6w^2v}{(w\xi+v\eta+u+1)^4}\right] + \frac{c_1}{\omega}\left[\frac{6v^3}{(w\xi+v\eta+u+1)^4}\right] + \frac{c_1}{\omega}\left[\frac{-2wv}{(w\xi+v\eta+u+1)^3}\right] + \frac{c_1}{\omega}\left[\frac{-2w^2}{(w\xi+v\eta+u+1)^3}\right] + \frac{c_1}{\omega}\left[\frac{-2v^2}{(w\xi+v\eta+u+1)^3}\right]\right]$$

$$= \frac{6c_1(w^2v+v^3)}{(w\xi+\eta v+u+1)^4} + \frac{4c_1wv(w^2+v^2)}{\omega^2(u+1)^6}\Bigg|_{0,0,\mu}$$

$$= \frac{6c_1(w^2v+v^3)}{(1+u)^4} + \frac{4c_1wv(w^2+v^2)}{\omega^2(1+u)^6},$$

damit ist

$$S = \frac{v(w^2+v^2)c_1^2}{(1+u)^6}\left[\frac{6(1+u)^2}{c_1} + \frac{4w}{\omega^2}\right].$$

Es gilt $u > 0$, $v > 0$, $w > 0$, $c_1 > 0, \omega^2 > 0$. Also ist stets $S > 0$. Damit ist in der Nähe der Bifurkation der Grenzzykel unstabil, d.h., wenn der stationäre Punkt in $u > 0$ liegt und dort eine Hopfbifurkation stattfindet, so ist der Grenzzykel unstabil und kommt nur bei Werten $\mu > \mu_o$ vor.

Hiermit gilt$(d\,\mathrm{Re}(\lambda)/d\mu) > 0$, $\omega > 0$, $\mu_2 > 0$, $S > 0$. Zwar ist die Bifurkation stets rückwärts, wie Abb. 7 zeigt, aber es gibt eventuell doch stabile Grenzzyklen bei $\mu < \mu_o$, wie es in der Arbeit von Rand et al. [65] vorkommt und Abb. 8 zeigt. Hierin nehmen die Autoren [65] $(d\,\mathrm{Re}(\lambda)/d\mu) < 0$, $\omega < 0$ als Transversalitätsbedingungen.

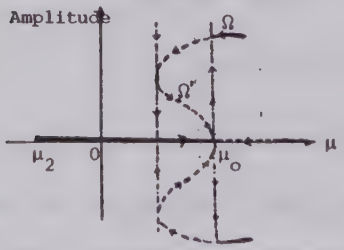


Abb. 7. Diagramm der Rückwärtsbifurkation. Ω = stabile Grenzzykle, Ω'= unstabile.

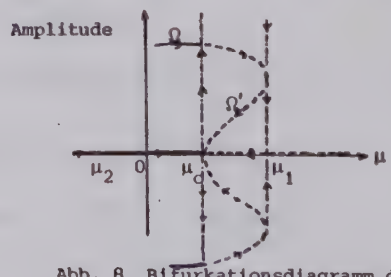


Abb. 8. Bifurkationsdiagramm des System 4. Ω = stabile Grenzzykle, Ω'= unstabile.

Ω tritt auf, falls $\mu < \mu_o$ ist, Ω'falls $\mu \in [\mu_o, \mu_1]$.

4. Die biologische Bedeutung des Bifurkationsparameters.

Diesen Bifurkationsfall kann man subkritisch nennen. Er findet für $\mu > \mu_o$ statt, wobei $\mu_o=1$ ist. Es gilt die Beschreibung, aus Abb. 6, Fall (a) für den ganzen biologisch relevanten Bereich.

Das Modell wird durch ein System von zwei gewöhnlichen gekoppelten Differentialgleichungen beschrieben und es beruht auf der Erhaltung der Wasserströme zwischen den Schließzellen, den Nebenzellen und dem übrigen Gewebe. Für einen Parameter-Bereich zeigt das Modell eine oszillatorische unstabile Bewegung (limit cycle).

Das Verhalten des Systems wurde anhand eines seiner Parameter betrachtet. Dieser Parameter beschreibt den osmotischen Gehalt der Schließzellen. Bei Veränderung des Parameters, können verschiedene Bifurkationen stattfinden, die jeweils ein verschiedenes dynamisches Verhalten des Systems ergeben. Insbesondere, wenn man den Parameter erhöht, verändert sich das Verhalten des Gleichgewichtszustandes der Pore. Diese Veränderung bildet einen Übergang zwischen Gleichgewichtszustand mit geschlossene Pore, einer periodischen Bewegung und letzlich einem Gleichgewichtszustand mit offener Pore.

Da, wie schon erwähnt, eine Erhöhung des Parameters μ eine Erhöhung im osmotischen Gehalt der Schließzellen mitbringt, könnte man für genügend große μ erwarten, daß die Pore offen bleibt. Das heißt, eine Erhöhung des osmotischen Gehalts der Schließzellen könnte eine Diffusion des Wassers aus den Nebenzellen in die Schließzellen verursachen. Dies erhöht ihren Turgor und bewirkt eine betonte Verringerung des Turgors der Nebenzellen, so daß die Porenweite sich nach der Gleichung

$$W = k(c_2x - c_3y)H(c_2x - c_3y)$$

vergrößert. Gleichermaßen könnte man erwarten, daß die Spaltöffnung bei genügend kleinem μ geschlossen bliebe.

Das Delwiche und Cooke Modell weist einige Nachteile auf, z.B.:
Ein Verzögerungsfaktor, der in der biologischen Literatur gennant wird, wird nicht berücksichtigt.

III. Ein stomatäres Synchronisationsmodell (Modell von Rand et al. [65])

Die spontane Periodizität und die Synchronisationserscheinung spielen eine sehr wichtige Rolle in der zeitlichen Organisation der Stomata oder Poren. Diese bilden ein System, welches in der Lage ist, sich zu öffnen und zu schließen, je nach den Bedürfnissen des Wasserhaushalts und der Transpiration bei höheren Pflanzen. Somit wird ein Wasserverlust vermieden, der sie zu einer Streßsituation führen könnte. Der Spaltöffnungsapparat besteht aus der Pore, den Schließzellen, den Nebenzellen und den Mesophyllzellen. Es ist ein Oszillator, wie schon bei der Analyse des Delwiche und Cooke Modells gezeigt wurde. Er reguliert den Gasaustausch und die Transpiration, d. h. er stellt einen Mechanismus dar, der die inneren Vorgänge der Pflanze an die äußeren zyklischen Veränderungen anpaßt und synchronisiert (externale Synchronisation). Gleichzeitig erscheint ein periodisches, spontanes Verhalten in Gruppen von Spaltöffnungsapparaten (gegenseitige Synchronisation).

Bei konstanten Umweltbedingungen zeigt das Stoma eine typische Oszillation mit einer Periode, die zwischen 2 und 50 Minuten schwanken kann ([3],[10],[33],[43]). Nach dieser bearbeiteten Literatur sind auf dem gleichen Blatt einige Stomata geschlossen, während andere geöffnet bleiben. Dies könnte eine Folge der dynamischen Wechselwirkungen zwischen benachbarten Stomata sein (gegenseitige Synchronisation). Das bedeutet, betrachtet man jeden Spaltöffnungsapparat als ein dynamisches System, so könnte sein individuelles Verhalten wegen der Kopplungseffekte als ungleichmäßig erscheinen. An diesem Punkt könnte man stomatäre Öffnungswellen vorhersehen, die sich entlang der Blattoberfläche bewegen würden.

Die mathematische Literatur über erzwungene Schwingungen gekoppelter Oszillatoren ist sehr ausführlich. Flaherty und Hoppensteadt [20] machen numerische Untersuchungen über Regionen von parametrisierten Räumen für eine gekoppelte Phase n:m in einem sinusoidal, gezwungenen Van der Pol-Oszillator. Grassman und Hale [27], [28] beschäftigen sich mit ähnlichen Problemen. Levinson [45] macht eine strenge Herleitung aus einer "Phasen-Gleichung" für einen schwach gezwungenen Oszillator. Die geometrische Annäherung von Levinson ist später mit dem Gebrauch von invarianten Flächen durch Hale und Fenichel [28], [17] verallgemeinert worden.

Eine formale, vielstufige Perturbationsmethode wurde benutzt, um eine einfache Gleichung zu formulieren für die Differenzphase ψ zwischen zwei Oszillatoren mit folgender Form

$$\psi_t = H(\psi) \quad , \quad \psi_t = \frac{d\psi}{dt}$$

wo H eine periodische Funktion von ψ ist. Ein Fixpunkt dieser Gleichung entspricht der Lösung der geschlossenen Phase des gekoppelten Systems. Holmes et al. [82] haben beobachtet, daß $H(\psi)$ der Poincaré -Abbildung des Systemflusses entspricht und daß die Fixpunkte der Gleichung dieser Abbildung entsprechen. Dieses Ergebnis wurde von Neu [57] mit willkürlichen Oszillatoren mit rationalen Frequenzen verallgemeinert und von Rand et al. in der Arbeit [65] angewandt.

1. Beschreibung des Modells

Rand et al. beschreiben die gegenseitige Synchronisation der Stomata mit einem Modell für gekoppelte Oszillatoren. Die Variable $\theta \in \mathbb{R}$ mod 2π beschreibt den Zustand der stomatären Oszillation, die Variable φ das Wasserpotential der Pflanze. Schließlich gibt F den Öffnungszustand der Poren an.

In einem sehr vereinfachten Modell nimmt F nur die Werte 0 und 1 an. Es gibt zwei kritische Werte für das Wasserpotential φ_c (closed) und φ_o (open) mit $\varphi_c < \varphi_o$, so daß

$$F(\varphi,\theta) = \begin{cases} 0 & \text{für } \varphi < \varphi_c \quad \text{(Region I)} \\ H(\sin\theta) & \text{für } \varphi_c < \varphi < \varphi_o \quad \text{(Region II)} \\ 1 & \text{für } \varphi > \varphi_o \quad \text{(Region III)}. \end{cases} \tag{1}$$

In der Region I ist die Pore geschlossen, in der Region III geöffnet, in der Region II können Oszillationen auftreten.
Dabei ist

$$H(\sin\theta) = \begin{cases} 0 & \text{für } 0 < \theta < \pi \\ 1 & \text{für } \pi < \pi < 2\pi. \end{cases} \tag{2}$$

Diese Modellierung ist nicht ganz unrealistisch, da ein auch nur etwas geöffnetes Stoma bereits einen starken Gasaustausch zuläßt.

Es wird weiter angenommen, daß $\theta \in \mathbb{R}/\text{mod } 2\pi$ der einzelnen Poren durch die Gleichung

$$\frac{d\theta}{dt} = \omega$$

beschrieben wird, also:

$$\theta = \omega(t-t_o) + \theta_o \tag{3}$$

darin ist ω die Frequenz des stomatären Oszillators, θ_o der Anfangszustand zu t_o, t_o die Zeit, in welcher das Stoma in den oszillatorischen Zustand tritt.

Es werden folgende Übergangsbedingungen vereinbart: wenn φ von oben das Niveau φ_o unterschreitet, soll $\theta_o = 0$ sein, wenn φ von unten das Niveau φ_c überschreitet soll $\theta_o = \pi$ sein.

2. Verbesserung des Modells

Es zeigt sich, daß diese Bedingungen nicht kompatibel sind, bzw. daß sich das System von Rand et al. nicht als System gewöhnlicher Differentialgleichungen, auch nicht mit unstetigen Koeffizienten, interpretieren läßt. Das erkennt man an der folgenden Figur, die den Übergang des dynamischen Systems zeigt.

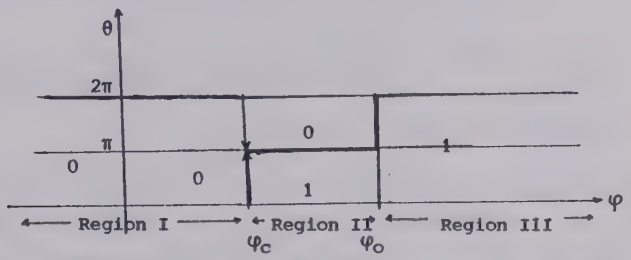


Abb. 1. Übergänge des dynamischen Systems nach Rand et al.

Eine wohl besere Beschreibung ergibt sich in folgender Weise. Definiere die Funktion F durch

$$F(\varphi,\theta) = \begin{cases} 1 & \text{für } \varphi > \varphi_o \text{ und} \\ & \varphi_o < \varphi < \varphi_o \,,\ \pi \le \theta < 2\pi \\ 0 & \text{für } \varphi < \varphi_o \text{ und} \\ & \varphi_c < \varphi < \varphi_o \,,\ 0 \le \theta < \pi \end{cases}$$

und setze dann

$$\frac{d\varphi}{dt} = -F(\varphi,\theta) \qquad (4)$$

$$\frac{d\theta}{dt} = \omega \,.$$

Die Lösungen dieses Systems lassen sich wie in Abb. 2 darstellen.

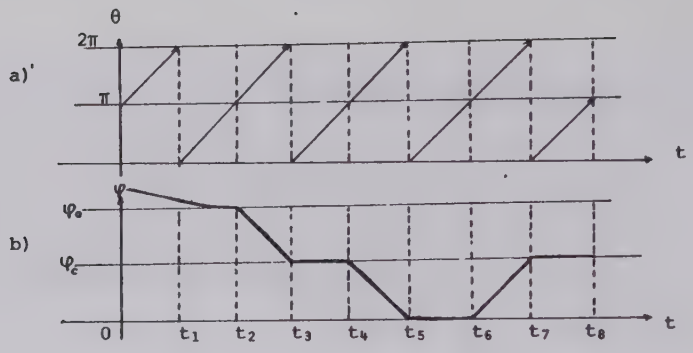


Abb. 2. a) Phase des stomatären Oszillators
b) Funktion des Wasserpotentials im Stoma-Lumen.

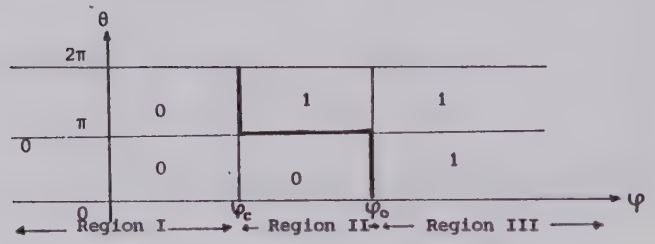


Abb. 3. Übergänge des dynamisches Systems (4)

Die rechte Seite der Differentialgleichung (4) ist nicht stetig. Fordert man an der Sprungstelle von F als Übergangsbedingung die Stetigkeit der Lösung, so erhält man eine eindeutige Lösung als stetige, stückweise stetig differenzierbare Funktion.

Die Untersuchung des qualitativen Verhaltens von (4) ist sehr einfach (vergl. Abb. 4): jede Lösung konvergiert gegen eine Lösung längs der θ periodisch ist und $\varphi \leq \varphi_o$ konstant ist. Aus biologischer Sicht bedeutet dies: Das Wasserpotential im Stoma-Lumen wird so gesteuert, daß bei abnehmendem Wassergehalt sich die Pore schließt

solange das Stoma-Lumen nicht völlig mit Wasserdampf gesättigt ist. Nach der anfänglichen Schließung öffnen sie sich wieder. Diese Spaltöffnungsbewegung wiederholt sich periodisch.

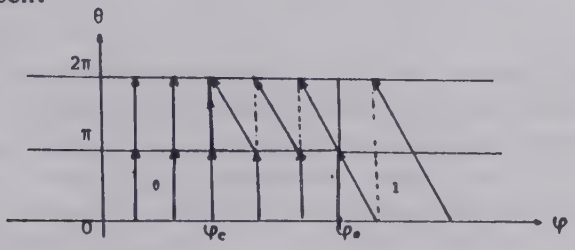


Abb. 4. Trajektorien des Differentialgleichungssystem (4)

Im Modell von Rand et al. wird dagegen eigentlich keine Differentialgleichung betrachtet, sondern ein "Reset-System", nämlich jedesmal, wenn φ von oben φ_o unterschreitet, wird $\theta = 0$ gesetzt. Wenn φ von unten das Niveau φ_o überschreitet, wird $\theta=\pi$ gesetzt, so daß wie in der Abbildung 5 zu erkennen ist, die Lösungen nicht einmal stetig sind.

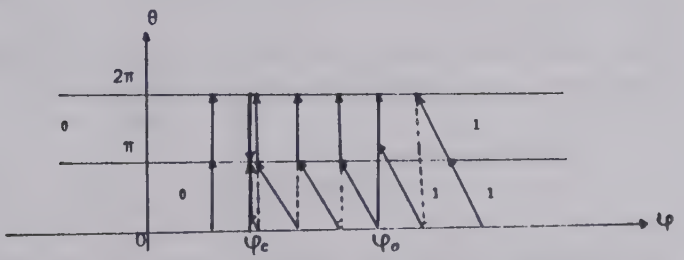


Abb. 5. Trajektorien des "Reset-Systems" von Rand et al.

Alle Trajektorien gehen nach $\varphi = \varphi_o$, $\theta = \pi$. Dieses Modell ist nicht sehr natürlich. Zur Modellierung der Wechselwirkung nehmen Rand et al. eine Kette von Stomata an, wobei jedes Stoma von seinen Nachbarn beeinflußt wird. Sie geben folgende Gleichung für das Wasserpotential an.

$$k_1 \frac{d\varphi_i}{dt} = k_2(\varphi_{i+1} - 2\varphi_i + \varphi_{i-1}) + k_3(\varphi_1 - \varphi_i) - k_4 F(\varphi_i; \theta_i). \tag{5}$$

Darin sind k_1, k_2, k_3, k_4 Konstanten, wo k_1=VS die Akkumulationsrate des Wassers im Kontrollvolumen, k_2=aP/d die Flußrate zwischen dem i-ten System und seinen Nachbarn, $k_4=a_{st}J$ die Flußrate zwischen dem iten-Stoma und dem Außenmedium bei offener Pore, k_3=aP/L die Flußrate zwischen dem Xylem und dem iten-Stoma ist. φ_1 entspricht dem Wasserpotential im Inneren der Pflanze, und $F(\varphi_i;t)$ ist der Öffnungszustand des i-ten Stomas im Zeitpunkt t.

Hier wird ausgeführt, wie man ein System von N gekoppelten, nicht notwendig identischen Oszillatoren im $\mathbb{R}^n$ zu einem System von Phasengleichungen reduzieren kann.

Sei $\dot{x} = f(x)$ ein einzelner Oszillator mit einem stabilen limit cycle $x(t) = \xi(t)$ mit Periode T.

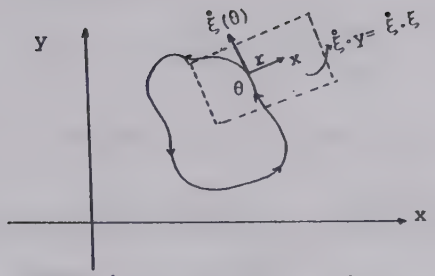
Dann führt man längs ξ neue Koordinaten ein, θ läuft am limit cycle von 0 nach 2π entlang, so daß

$$\dot{\theta} = |\dot{\xi}| \cdot \text{Konstant}$$

ist, mit

$$\xi(t) = \xi\left|\frac{\theta}{2\pi} T\right|$$

Das zeigt Schema 1. In diesem Schema ist r eine zu $\dot{\xi}$ orthogonale Diagonale.



SCHEMA 1. Transformation $(r,\theta) \to x = \xi(\theta) + r$

An der Stelle θ gibt es einen Tangentialvektor $\dot{\xi}(\theta)$ und eine Normalebene $\dot{\xi}y = \dot{\xi}\cdot\xi$.

Dann ist die Transformation

$$(r,\theta) \to x=\xi(\theta) + r$$

lokal definiert.

Umgekehrt, in x findet man das θ mit $\dot{\xi}(\theta)x = \dot{\xi}(\theta)\cdot\xi(\theta)$ (eine nicht lineare Gleichung in θ).

Daher ist

$$r = x - \xi(\theta).$$

Falls $x = \xi(\theta_1)$, so ist die Lösung $\theta = \theta_1$.

Es wird der Satz über implizite Funktionen angewendet.

Nimmt man den Oszillator

$$\dot{x} = f(x)$$

an und setzt die Transformation ein, dann folgt

$$\frac{d\xi(\theta)}{d\theta}\ \frac{d\theta}{dt} + \frac{dr}{dt} = f(\xi(\theta) + r) \qquad (6)$$

welche mit dem Skalarprodukt $d\xi(\theta)/d\theta$ die Gleichung

$$\left(\frac{d\xi(\theta)}{dt}\right)^2 \cdot \frac{d\theta}{dt} + \frac{dr}{dt}\,\frac{d\xi(\theta)}{d\theta} = \frac{d\xi(\theta)}{d\theta} \cdot f(\xi(\theta) + r)$$

ergibt, und, wo $\left(d\,\xi(\theta)/d\theta\right)^2$ bekannt ist und

$$\frac{dr}{dt} \cdot \frac{d\xi(\theta)}{d\theta} = 0\ ,$$

damit ist

$$\frac{d\theta}{dt} = \frac{1}{\left(\frac{d\xi(\theta)}{d\theta}\right)^2} \cdot \frac{d\xi(\theta)}{d\theta} \cdot f(\xi(\theta) + r).$$

Wenn man diese Gleichung in (6) einsetzt, so folgt

$$\frac{dr}{dt} = f(\xi(\theta) + r) - \frac{d\xi(\theta)}{d\theta} \cdot \frac{1}{\left(\frac{d\xi(\theta)}{d\theta}\right)^2} \cdot \frac{d\xi(\theta)}{d\theta} \cdot f(\xi(\theta)+r)$$

und

$$\frac{d\theta}{dt} = \frac{1}{\left(\frac{d\xi(\theta)}{d\theta}\right)^2} \cdot \frac{d\xi(\theta)}{d\theta} \cdot f(\xi(\theta) + r) \cdot$$

Dies gilt als transformiertes System.

Bemerkung: $\xi(\theta)$ ist beschränkt und $\frac{1}{\left(\frac{d\xi(\theta)}{d\theta}\right)^2}\ (\xi_\theta, f(\xi(\theta)+r))$

die Projektion. (ξ_θ und r_t sind parallel).

Falls r = 0 und da f der Tangentialvektor ist, gilt

$$\frac{dr}{dt} = 0 .$$

Damit ist

$$\frac{dr}{dt} = f(\xi(\theta)) - \frac{d\xi(\theta)}{d\theta} \cdot \frac{1}{\left(\frac{d\xi(\theta)}{d\theta}\right)^2} \cdot \frac{d\xi(\theta)}{d\theta} \cdot f(\xi(\theta))$$

und

$$f(\xi(\theta)) = \frac{d\xi(\theta)}{d\theta} \cdot \frac{1}{\left(\frac{d\xi(\theta)}{d\theta}\right)^2} \cdot \frac{d\xi(\theta)}{d\theta} \cdot f(\xi(\theta)) .$$

Da

$$\frac{d\theta}{dt} = \frac{d\xi(\theta)}{d\theta} \cdot \frac{1}{\left(\frac{d\xi(\theta)}{d\theta}\right)^2} \cdot f(\xi(\theta)) = \Gamma(t)$$

ist, ist

$$f(\xi(\theta)) = \Gamma(t) \cdot \frac{d\xi(\theta)}{d\theta} .$$

Nach Definition von θ gilt

$$\left(\frac{d\theta}{dt}\right) = \left(\frac{d\xi(\theta)}{d\theta}\right) \cdot \text{Konstant}$$

daher

$$\frac{d\theta}{dt} = \text{Konstant} ,$$

Seien nun N gekoppelte, nicht notwendig identische Oszillatoren gegeben

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_i) + \varepsilon \sum_{j=1}^{N} A_{ij} x_j \qquad (7)$$

wobei A_{ij} eine konstante quadratische Matrix der Ordnung n ist, und $0 < \varepsilon << 1$.

Setzt man in der Gleichung (4) die ($x_i = \xi_i(\theta_i) + r_i$)-Werte ein, so ergibt sich

$$\frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i} \cdot \frac{d\theta_i}{dt} + \frac{dr_i}{dt} = f_i(\xi_i(\theta_i)+r_i) + \varepsilon \sum_{j=1}^{N} A_{ij}(\xi_j(\theta_j)+r_j).$$

Diese kann man mit $d\xi_i(\theta_i)/d\theta_i$ multiplizieren, dabei wird

$$\left(\frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i}\right)^2 \cdot \frac{d\theta_i}{dt} + \frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i} \cdot \frac{dr_i}{dt} = \frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i} \cdot f_i(\xi_i(\theta_i)+r_i) + \varepsilon \frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i} \sum_{j=1}^{N} A_{ij}(\xi_j(\theta_j) + r_j)$$

und

$$\frac{d\theta_i}{dt} = \frac{1}{\left(\frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i}\right)^2} \cdot \frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i} \cdot f(\xi_i(\theta_i) + r_i) + \frac{\varepsilon}{\left(\frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i}\right)^2} \cdot \frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i} \cdot \sum_{j=1}^{N} Aij(\xi_j(\theta_j) + r_j)$$

erfüllt, womit gilt

$$\frac{dr_i}{dt} = f_i(\xi_i(\theta_i) + r_i)$$

$$- \frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i} \cdot \frac{1}{\left(\frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i}\right)^2} \cdot \frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i} \cdot f_i(\xi_i(\theta_i) + r_i)$$

$$+\varepsilon \sum_{j=1}^{N} A_{ij}(\xi_j(\theta_j) + r_j)$$

$$- \frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i} \cdot \frac{\varepsilon}{\left(\frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i}\right)^2} \cdot \frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i} \sum_{j=1}^{N} A_{ij}(\xi_j(\theta_j)+r_j).$$

Daher ist dies das transformierte System (7).

Im Falle $r \to 0$ gilt für diese letzte Gleichung

$$\frac{d\theta_i}{dt} = \frac{1}{\left(\frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta}\right)^2} \cdot \frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i} \cdot f_i(\xi_i(\theta_i))$$

$$+ \frac{\varepsilon}{\left(\frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i}\right)^2} \cdot \frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i} \sum_{j=1}^{N} A_{ij}(\xi_j(\theta_j))$$

wo $d\xi_i(\theta_i)/d\theta_i$ der Zeilenvektor und $\xi_j(\theta_j)$ der Spaltenvektor ist.

Die Frequenz ist

$$\frac{1}{\frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i}} 2 \cdot \frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i} \cdot f_i(\xi_i(\theta_i)) = \omega_i \cdot$$

Damit ist

$$\frac{d\theta_i}{dt} = \omega_i + \frac{\varepsilon}{\frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i}} 2 \sum_{j=1}^{N} \frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i} A_{ij}(\xi_j(\theta_j)) \qquad (8)$$

das reduzierte System von N Phasengleichungen.

In dem speziellen Falle, wo

$$\xi_i = \begin{pmatrix} \cos\theta_i \\ \sin\theta_i \end{pmatrix} \quad , \quad \xi_j = \begin{pmatrix} \cos\theta_j \\ \sin\theta_j \end{pmatrix}$$

und

$$\frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i} = \begin{pmatrix} \sin\theta_i \\ \cos\theta_i \end{pmatrix}$$

gilt, hat man daß

$$\sum_{j=1}^{N} \frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i} \cdot A_{ij}(\xi_j(\theta_j)) =$$

$$\sum_{j=1}^{N} (-\sin\theta_i, \cos\theta_i) \cdot \begin{pmatrix} a_{11}^{ij} & a_{12}^{ij} \\ a_{21}^{ij} & a_{22}^{ij} \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} \cos\theta_j \\ \sin\theta_j \end{pmatrix}$$

ist.

Im Falle $a_{kl}^{ij} = 1$, gilt

$$\sum_{j=1}^{N} \frac{d\xi_i(\theta_i)}{d\theta_i} \cdot A_{ij}(\xi_j(\theta_j)) =$$

$$\sum_{j=1}^{N} (-\sin\theta_i\cos\theta_j + \cos\theta_i\sin\theta_j) = \sum_{j=1}^{N} \sin(\theta_j - \theta_i)$$

damit ist

$$\frac{d\theta_i}{dt} = \omega_i + \sum_{j=1}^{N} \sin(\theta_j - \theta_i) \cdot \qquad (9)$$

Falls $f_1=f_2=.....=f_N$ gilt, hat man N identische, gekoppelte Oszillatoren, die die gleiche Frequenz ω haben.

Cohen et al. [82] haben den Fall betrachtet, daß N Oszillatoren linear angeordnet sind und jeder mit seinen beiden Nachbarn gekoppelt ist. Rand et al. kommen nach Skalierung von (5) zu einem System, bei dem die Oszillatoren einer Gleichung (9) genügen.

$$\frac{du_i}{dt} = C(u_{i+1} - 2u_i + u_{i-1}) + A - u_i - Bf(u_i;\theta_i) \qquad (10)$$

$$\frac{d\theta_i}{dt} = \gamma + \mu[\sin(\theta_{i+1} - \theta_i) + \sin(\theta_{i-1} - \theta_i)]$$

$$i = 1,2,3,\ldots,N$$

wobei die Parameter folgendermaßen definiert sind

$$u_i := \frac{\varphi_i - \varphi_c}{\varphi_o - \varphi_c} \quad , \quad t := \frac{k_3}{k_1} t \quad , \quad A := \frac{\varphi_1 - \varphi_c}{\varphi_o - \varphi_c}$$

$$B := \frac{k_4}{k_3(\varphi_o - \varphi_c)} \quad , \quad C := \frac{k_2}{k_3} \quad , \quad \mu := \frac{k_1 k_5}{k_3}$$

$$\gamma := \frac{\omega k_1}{k_3} \quad , \quad u_{ci} := \frac{\varphi_{ci} - \varphi_c}{\varphi_o - \varphi_c} \quad , \quad \varphi_{oi} := \frac{\varphi_{oi} - \varphi_c}{\varphi_o - \varphi_c} .$$

Von nun an wird das Modell von Rand et al., welches nicht sehr natürlich ist, verlassen, um das verbesserte Modell, das durch

$$\frac{d\varphi_i}{dt} = \frac{k_2}{k_1}(\varphi_{i+1} - 2\varphi_i + \varphi_{i-1}) + \frac{k_3}{k_1}(\varphi_1 - \varphi_i) - \frac{k_4}{k_1} F(\varphi_i ; \theta_i)$$

$$\frac{d\theta_i}{dt} = \omega + k_5[\sin(\theta_{i+1} - \theta_i) + \sin(\theta_{i-1} - \theta_i)] \qquad (11)$$

$$i = 1,2,\ldots\ldots, N$$

$$F(u_i ; \theta_i) \equiv \begin{cases} 1 & \text{für } \varphi_i \geq \varphi_o \ , \varphi_i \varepsilon (\varphi_c, \varphi_o) \\ & \pi \leq \theta < 2\pi \\ 0 & \text{für } \varphi_i \leq \varphi_c \ , \varphi_i \varepsilon (\varphi_c, \varphi_o) \\ & 0 \leq \theta < \pi \end{cases}$$

beschrieben wird, weiter zu untersuchen.

Es ist schwer, das System (11) analytisch zu behandeln ohne weitere Vereinfachungen zu machen. Eine exakte Lösung kann man in Form einer synchronisierten Schwingung finden:

$$\varphi(t) = \varphi_1(t) = \varphi_2(t) = \ldots\ldots = \varphi_N(t)$$

$$\theta(t) = \theta_1(t) = \theta_2(t) = \ldots\ldots = \theta_N(t) .$$

Diese Bewegung ist besonderes wichtig, da sie ein synchronisiertes Verhalten für einen weiten Bereich von Parameterwerten darstellt. Für die synchronisierte Lösung gelten die Gleichungen:

$$\frac{d\varphi}{dt} = \frac{k_3}{k_1}\varphi_1 - \frac{k_3}{k_1}\varphi - \frac{k_4}{k_1}F(\varphi;\theta)$$

$$\frac{d\theta}{dt} = \omega \qquad (12)$$

$$F(\varphi,\theta) \equiv \begin{cases} 1 \text{ für } \varphi \leq \varphi_o \text{ , } \varphi \varepsilon (\varphi_c, \varphi_o) \\ \qquad \pi \leq \theta < 2\pi \\ 0 \text{ für } \varphi \leq \varphi_c \text{ , } \varphi \varepsilon (\varphi_c, \varphi_o) \\ \qquad 0 \leq \theta < \pi \end{cases}$$

Sei

$$\tilde{A} := \varphi_1 \qquad \tilde{B} := \frac{k_4}{k_3} \qquad \gamma := \frac{k_1}{k_3}\omega \text{ ,}$$

dann folgt

$$\dot{\varphi} = \tilde{A} - \varphi - \tilde{B}F(\varphi,\theta) \qquad (13)$$

$$\dot{\theta} = \gamma$$

so erscheint das System (13) durch die fünf Parameter $\tilde{A}, \tilde{B}, \varphi_c, \varphi_o, \gamma$ definiert.

Wenn man versucht, das gegebene System (13) dimensionlos zu halten, muß man φ so definieren, daß

$$\varphi = u\varphi_o + (1 - u)\varphi_c \qquad (14)$$

ist, dabei entsprechen sich $u = 0$ und $\varphi = \varphi_c$, sowie $u = 1$ und $\varphi = \varphi_o$.

Die Gleichung (14) wird differenziert,

$$\dot{\varphi} = \dot{u}\varphi_o - \dot{u}\varphi_c = \dot{u}\ (\varphi_o - \varphi_c).$$

Andererseits ist in (13)

$$\dot{\varphi} = \tilde{A} - \varphi - \tilde{B}F(\varphi,\theta),$$

was man auch folgendermaßen schreiben kann

$$\dot{u}(\varphi_o - \varphi_c) = \tilde{A} - [u\varphi_o + (1-u)\varphi_c] - \tilde{B}F[u\varphi_o + (1-u)\varphi_c,\theta]$$

ist, daraus folgt:

$$\dot{u} = \frac{\tilde{A} - \varphi_c}{\varphi_o - \varphi_c} - u - \frac{\tilde{B}}{\varphi_o - \varphi_c}F[u\varphi_o + (1-u)\varphi_c;\theta].$$

Sei

$$A := \frac{\tilde{A} - \varphi_c}{\varphi_o - \varphi_c} \qquad B := \frac{\tilde{B}}{\varphi_o - \varphi_c}$$

$$F(u,\theta) := F[u\varphi_o + (1-u)\varphi_c;\theta],$$

so gilt

$$\dot{u} = A - u - BF(u;\theta).$$

Nun definiert man die $F(u;\theta)$-Funktion:

$$F(u;\theta) \equiv \begin{cases} 1 & \text{für } u \geq 1,\ u \in (0,1) \\ & \quad \pi \leq \theta < 2\pi \\ 0 & \text{für } u \leq 0,\ u \in (0,1) \\ & \quad 0 \leq \theta < \pi \end{cases}$$

so daß man für das dimensionlose System

$$\dot{u} = A - u - BF(u;\theta)$$

$$\dot{\theta} = \gamma \qquad (15)$$

$$F(u;\theta) \equiv \begin{cases} 1 \text{ für } u \geq 1,\ u \in (0,1),\ \pi \leq \theta < 2\pi \\ 0 \text{ für } u \leq 0,\ u \in (0,1),\ 0 \leq \theta < \pi \end{cases}$$

erhält, mit $A \in \mathbb{R}$, $B > 0$, $\gamma > 0$.

Vom biologischen Standpunkt aus ist A die Verfügbarkeit von Wasser im Xylem und B die Nettorate der Wasserverdunstung. γ ist die Ausgleichrate des Wasserpotentials zwischen benachbarten Stomata, und (A-B) der Nettogehalt des Wassers in den Schließzellen.

3. Graphische Untersuchung der Stabilität des Modell.

Das System befindet sich entweder in Bereich $F(u;\theta) \equiv 1$ oder $F(u;\theta) \equiv 0$, wird also durch die Gleichungen

$$\dot{u} = A - B - u$$

(Bereich 1)

$$\dot{\theta} = \gamma$$

oder

$$\dot{u} = A - u$$

(Bereich 0)

$$\dot{\theta} = \gamma$$

beschrieben.

Die jeweils explizite Darstellung der Lösung ist

$$u(t) = (A-B) + [u(0) - A + B]\, e^{t}$$

$$\theta(t) = \gamma t + \theta(0)$$

bzw.

$$u(t) = A + [u(0) - A]\, e^{t}$$

$$\theta(t) = \gamma t + \theta(0)$$

Solange sich der Zustand in der Region 1 befindet, strebt u monoton gegen (A-B), solange er sich in der Region 0 befindet, strebt u monoton gegen A. Die Trajektorie kann jedoch von Region 1 nach Region 0 überwechseln und umgekehrt. Siehe Abb. 6.

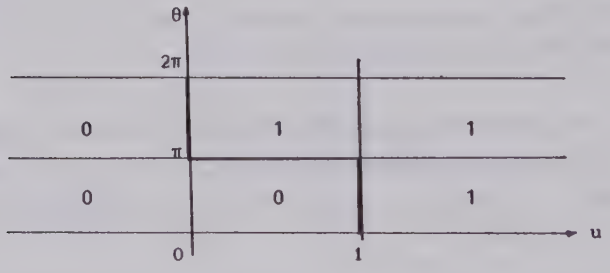


Abb. 6. Übergänge des dynamisches Systems (19)

Das Verhalten des Systems ist hier von den Parametern A, B, γ abhängig. Indem man B und γ festhält und A verändert, so findet man, daß im System (15) die folgenden Fälle zu unterscheiden sind:

1. $A-B < A < 0$
2. $A-B < 0 < A < 1$
3. $A-B < 0 < 1 < A$
4. $0 < A-B < A < 1$
5. $0 < A-B < 1 < A$
6. $1 < A-B < A$

Die Untersuchung jedes einzelnen Falles wird anhand der Trajektorien durchgeführt.

Fall 1. $A-B < A < 0$

Solange sich der Zustand im Bereich $u > A$ befindet, nimmt u monoton ab. Schließlich erreicht die Trajektorie den Bereich 0. Dann strebt u gegen A.

Beginnt andererseits die Trajektorie in Bereich $u < A$, so verläuft sie ganz im Bereich 0 und u strebt gegen A.

In diesem Falle ist die periodische Lösung

$$u(t) \equiv A \,.$$

$$\theta(t) = \theta_o + \gamma t \quad . \tag{16}$$

global attrahierend.

Aus biologischer Sicht kann man diesen Fall folgendermaßen interpretieren: Die Wasserdisposition A ist gering, die Wasserverdunstung B ist hoch,also bleibt die Pore ständig geschlossen. Siehe Abb. 7.

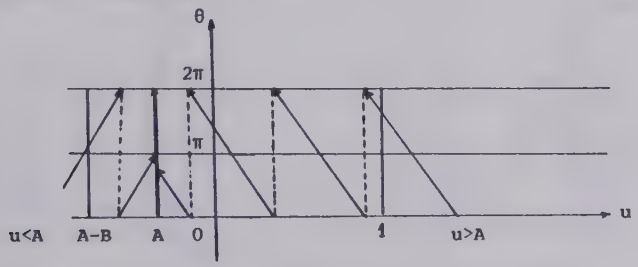


Abb. 7. Phasenebene des Systems (15) im Fall 1.

Fall 2. $A-B<0<A<1$.

Beginnt die Trajektorie bei $u<A$, so verläuft sie ganz im Bereich 0 und die monoton wachsende Bewegung von u endet, wenn u den invarianten Block $u\in[0,A],\theta\in[0,2\pi]$ erreicht.

Tritt die Trajektorie bei $u>A$ ein, so verläuft sie ganz im Bereich 1 und die monoton fallende Bewegung von u endet, wenn u den invarianten Block $u\in[0,A],\theta\in[0,2\pi]$ erreicht.

Das heißt, in diesem Fall übergehen alle Trajektorien nach A bis sie den invarianten Block erreicht haben. Siehe Abb. 8.

Vom biologischen Gesichtspunkt aus, bedeutet das, daß der stomatäre Apparat unter Bedingungen der Wasserdisposition, die knapp über der Minimalgrenze φ_c der oszillatorischen Region liegt und verglichen mit der Verdunstungsrate klein ist, offen bzw. geschlossen bleibt bis sie in eine kurze Oszillation eintritt. Diese strebt zum Nullwert für einen gewissen u*-Wert des Wasserpotentials, welcher von der Wasserdisposition der Pflanze bei halbgeöffneter Pore abhängig ist. Das heißt, die Pore öffnet und schließt sich in periodischen Abständen, wie gleich bewiesen werden wird.

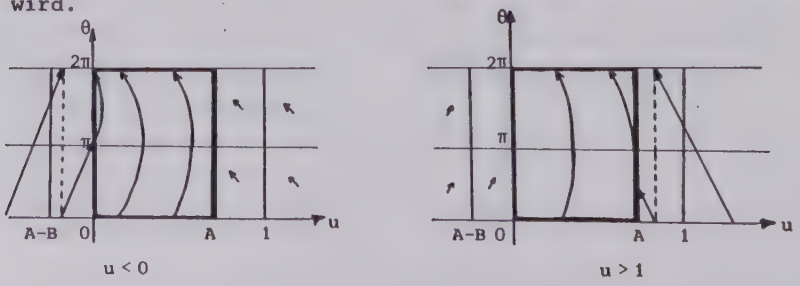


Abb. 8. Phasenebene des System (15) im Fall 2.

In diesem Fall, wo das System sich in einer kurzen oszillierenden Bewegung befindet, d.h., in dem Fall, wo es einen invarianten Block gibt, taucht eine interessante Frage auf, nämlich, ob es im Block periodische Lösungen gibt, und wenn es die gibt, ob sie stabil sind?

Die Lösungen des Systems (15) sind

$$u(t) = (A-B) + [u(0) - (A-B)]\, e^{t} \qquad \text{Bereich 1}$$

$$u(t) = A + [u(0) - A]\, e^{t} \qquad \text{Bereich 0}$$

$$\theta(t) = \theta_o + \gamma t$$

daraus folgt

$$u(\theta) = (A-B) + [u(0) - (A-B)]\, e^{-(\theta-\theta_o)/\gamma} \qquad \text{Bereich 1}$$

$$u(\theta) = A + [u(0) - (A-B)]\, e^{-(\theta-\theta_o)/\gamma} \qquad \text{Bereich 0}$$

mit Periode $= 2\pi/\gamma$ und $\tilde{t} = \pi/\gamma$, $u(0) = u_o$

Sei $\varepsilon =: \exp[-(\theta-\theta_o)/\gamma]$, dann gibt es zwei Geraden, die sich aus

$$u(\pi) = A(1-\varepsilon) + u_o\varepsilon$$

und (17)

$$u(2\pi) = (A-B)(1-\varepsilon) + A(1-\varepsilon)\varepsilon + u_o\varepsilon^2$$

mit der Steigung $u'(t) = e^{-\pi/\gamma} < 1, \gamma > 0$ ergeben.

Setzt man die Endpunkte des Intervalls [0,A] in (17) ein, so kann man feststellen, daß für

$$u_o = 0 \Rightarrow \begin{cases} u(\pi) = A(1-\varepsilon) \\ u(2\pi) = (A-B+A\varepsilon)(1+\varepsilon) \end{cases}$$

und

$$u_0 = A \Rightarrow \begin{cases} u(\pi) = A \\ u(2\pi) = A-B+B\varepsilon \end{cases}$$

die Schnittpunkte jeder Geraden mit den invarianten Block durch $\{[0,A(1-\varepsilon)]\ ,[\ A,A]\}$ und $\{[0,(A-B+A\varepsilon)(1+\varepsilon)]$, $[A,(A-B+B\varepsilon)]\}$ gegeben sind. Dies zeigt Abb. 9, die genau einen asymptotischen stabilen Attraktor u* erkennen läßt.

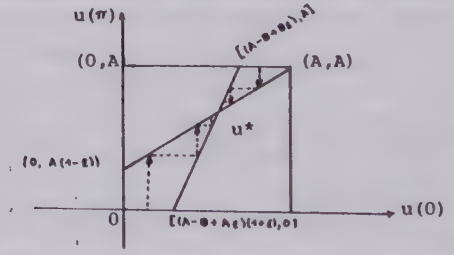


Abb. 9. Funktionen u(π),u(2π) und den stabilen Attraktor u* im Fall 2.

Da hier der Parameter θ_o eine wichtige Rolle spielt, welcher die Phase zum Zeitpunkt des Eintritts in die Region 1 bzw. Region 0 darstellt, wird hier der Wert des stabilen Attraktors u* berechnet für $\theta\varepsilon[0,\pi]$, bzw. $\theta\varepsilon[\ \pi\ ,2\pi]$.

Um den Wert der Koordinaten des stabilen Attraktors u*

zu berechnen, kann man wieder die Geraden und die Punkte [A-B(1-ε),A] und [A,A] mit den Steigungen ε und 1/ε benutzen. Damit ist

$$\varepsilon = \frac{A - u(2\pi)}{A - u(\pi)} \quad \Rightarrow \quad u(\pi) = \frac{A\varepsilon - A + u(2\pi)}{\varepsilon},$$

und

$$\frac{1}{\varepsilon} = \frac{A - u(2\pi)}{A-B(1-\varepsilon)-u(\pi)} \quad \Rightarrow \quad u(\pi) = A-B(1-\varepsilon)-A\varepsilon+u(2\pi),$$

daraus folgt

$$u(2\pi) = A - \frac{B\varepsilon}{1+\varepsilon} = A - \frac{Be^{-\tilde{t}}}{1+e^{-\tilde{t}}},$$

$$u(\pi) = A - \frac{B}{1+\varepsilon} = A - \frac{B}{1+e^{-\tilde{t}}}.$$

Damit gilt in diesem Fall für die Koordinaten des stabilen Attraktors $u^*(\pi,2\pi)$

$$u^*(\pi,2\pi) = \{ A - \frac{B}{1+\varepsilon}, A - \frac{B\varepsilon}{1+\varepsilon} \}.$$

Die Schlußfolgerung ist, daß im Fall 2 es eine asymptotisch stabile periodische Lösung gibt, die im invarianten Block liegt, d.h.

$$u^*(t) = A - \frac{B}{1+e^{-\tilde{t}}} \qquad \text{falls } \theta_o \in [0,\pi)$$

$$\theta(t) = \theta_o + \gamma t$$

bzw.

$$u^*(t) = A - \frac{Be^{-\tilde{t}}}{1+e^{-\tilde{t}}} \qquad \text{falls } \theta_o \in [\pi,2\pi)$$

$$\theta(t) = \theta_o + \gamma t \ .$$

Fall 3. $A-B < 0$, $A > 1$.

Solange sich der Zustand im Bereich $u < A-B$ befindet, nimmt u monoton wachsend zu bis der Bereich 0 mit $\theta \in [0,\pi]$ bzw. der Bereich 1 mit $\theta \in [\pi,2\pi]$ erreicht ist, d.h., bis u den invarianten Block $u \in [0,1]$, $\theta \in [0,2\pi]$ erreicht, der einen asymptotischen stabilen Attraktor u* enthält.

Beginnt andererseits die Trajektorie im Bereich $u > A$, so verläuft sie ganz in Bereich 1 und die hier monoton fallende Bewegung von u endet, wenn u den invarianten Block erreicht. Siehe Abb. 10.
Die biologische Bedeutung kann man in diesen Fall folgendermaßen erklären: Die Wasserdisposition ist hoch. Sie befindet sich oberhalb der Maximalgrenze der Oszillationsregion. Der Nettogehalt an Wasser in den Schließzellen ist gering, die Saugspannungsdifferenz zwischen den Schließzellen und dem Xylem ist hoch, so daß der stomatäre Apparat in eine periodische Oszillation eintritt.

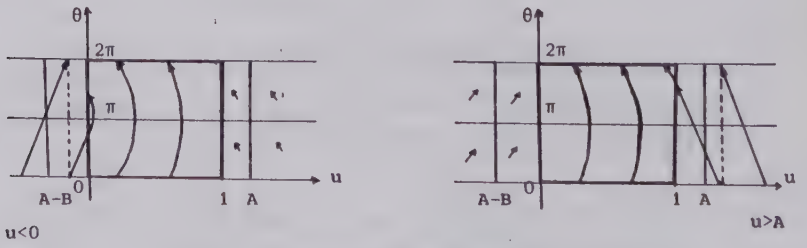


Abb. 10. Phasenebene des Systems (15) im Fall 3.

In diesem Fall ergeben sich aus den Lösungen des Systems (15), zwei Geraden

$$u(\pi) = A(1-\varepsilon) + u_o\varepsilon$$

und

$$u(2\pi) = [(A-B)(1-\varepsilon) + A(1-\varepsilon)\varepsilon + u_o\varepsilon^2]$$

deren Schnittpunkte man aus der Einsetzung der Endpunkte des Intervalls $[0,1]$ für $u(\pi)$ und $u(2\pi)$ erhalten kann, d.h.,

$$u_o = 0 \Rightarrow \begin{cases} u(\pi) = A(1-\varepsilon) \\ u(2\pi) = [A(1+\varepsilon)-B](1-\varepsilon) \end{cases}$$

und

$$u_o = 1 \Rightarrow \begin{cases} u(\pi) = A + (1-A)\varepsilon \\ u(2\pi) = [A(1+\varepsilon)-B](1-\varepsilon) + \varepsilon^2 \end{cases}$$

Hier tauchen verschiedene Sonderfälle auf, die davon abhängig sind, ob $[A + (1-A)\varepsilon] \gtrless 1$, $[A(1+\varepsilon)-B] \gtrless 0$, $[A(1-\varepsilon)] \gtrless 0$, $[A(1+\varepsilon)-B](1-\varepsilon)+\varepsilon^2 \gtrless 1$, wie Abb. 11 zeigt.

Da man die Bedingungen $A-B < 0$, $A > 1$, $0 < \varepsilon < 1$ erfüllen muß, bleibt nur übrig

a) $[A+(1-A)\varepsilon] > 1$, für $A > 1$

b) $A(1-\varepsilon) > 0$, falls $0 < \varepsilon < 1$

c) $[A(1+\varepsilon) -B](1-\varepsilon) < 0$, falls $0 < \varepsilon < 1$

d) $[A(1+\varepsilon)-B](1-\varepsilon)+\varepsilon^2 < 1$, falls $A+\varepsilon < 1+\varepsilon$, $\varepsilon < 1$

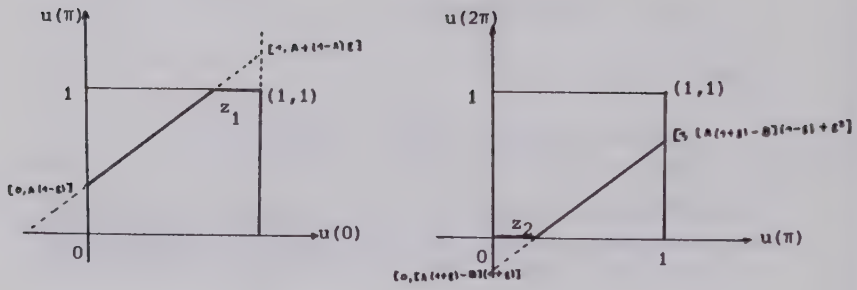


Abb. 11. Verhalten der Trajektorien im invarianten Block nach den Funktionen u(π),u(2π) im Fall 3.

Der stabile Attraktor u* wird graphisch in Abb. 12 identifiziert.

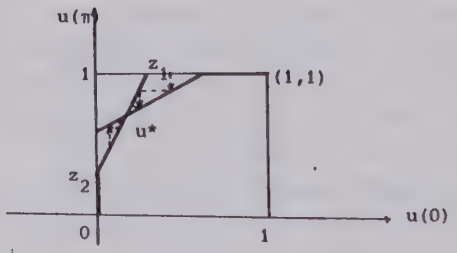


Abb. 12. Stabiler Attraktor u* für $u \in [0,1]$ und $A > 1$

Um die Werte z_1 und z_2 zu berechnen, die notwendig sind, um die Koordinaten von u* zu finden, hat man:

i) Für z_1 ist $u(\pi) = 1$, so daß

$$u(\pi) = A(1-\varepsilon) + u_o\varepsilon = 1 \Rightarrow u_o = \frac{1 - A(1-\varepsilon)}{\varepsilon} := z_1$$

ii) Für z_2 ist $u(2\pi) = 0$, so daß

$$u(2\pi) = (A-B)(1-\varepsilon) + A(1-\varepsilon)\varepsilon + u_o\varepsilon^2 = 0 ,$$

damit ist

$$u_o = \frac{-(A-B)(1-\varepsilon)}{\varepsilon} := z_2 ,$$

wobei $z_1, z_2 \in (0,1)$. Das bedeutet, daß im invarianten Block die Werte von $u(\pi), u(2\pi)$ folgende Bedingungen erfüllen sollen

$$u(\pi) = \min\{ A(1-\varepsilon) + u_o\varepsilon , 1\}$$

$$u(2\pi) = \max \{(A-B)(1-\varepsilon) + \varepsilon u(\pi), 0\}.$$

Also soll in der $(u(\pi), u(2\pi))$-Ebene die Bedingung

$$u(2\pi) = \max \{(A-B)(1-\varepsilon) + \min[A(1-\varepsilon)+\varepsilon u_o , 1] , 0\}$$

erfüllt sein.

Nimmt man u_l (l=links), als der minimal und u_r (r=rechts), den maximal geforderten u-Wert, so folgt für

$$u_o = u_l \Rightarrow \begin{cases} u(\pi) = A(1-\varepsilon) + \varepsilon u_l \\ u(2\pi) = (A-B)(1-\varepsilon) + A(1-\varepsilon)\varepsilon + \varepsilon^2 u_l \end{cases}$$

und

$$u_o = u_r \Rightarrow \begin{cases} u(\pi) = A(1-\varepsilon) + \varepsilon u_r \\ u(2\pi) = (A-B)(1-\varepsilon) + A(1-\varepsilon)\varepsilon + \varepsilon^2 u_r . \end{cases}$$

Um den Wert der Koordinaten des stabilen Attraktors u* zu berechnen, kann man wieder die Geraden und die Punkte $[A(1-\varepsilon)+\varepsilon u_1, 1]$, $[(A-B(1-\varepsilon)+A(1-\varepsilon)\varepsilon+\varepsilon^2 u_r, 1]$ mit den Steigungen ε und $1/\varepsilon$ benutzen. Damit ist

$$u^* = \left\{ \frac{A(1-\varepsilon^2)\varepsilon^2+(A-B)(1-\varepsilon)\varepsilon+(u_1\varepsilon^2+u_r)\varepsilon^2}{(1+\varepsilon^2)\varepsilon} \right.,$$

$$\left. \frac{(1+A)(1-\varepsilon^2)+(A-B)(1-\varepsilon)\varepsilon+(u_1+u_r)\varepsilon^2}{(1+\varepsilon^2)} \right\}.$$

Da diese Gleichung die u*-Lage nicht genug veranschaulicht, und mit diesen Bedingungen weiter zu arbeiten kompliziert sein kann, werden wir nochmals weiter mit den graphischen Methoden arbeiten müssen.

Die Kombination der Werte z_1, z_2, wie Tabelle (1) zeigt, bestimmt vier Spezialfälle , nämlich

z_2 \ z_1	$z_1 < 0$	$0 < z_1 < 1$
$0 < z_2 < 1$	a	c
$z_2 > 1$	b	d

Tabelle 1. Sonderfälle des Abschnitts 3.

Daraus folgen vier verschiedene Werte für die u*-Koordinaten:

a) $u^* = [(A-B)(1-\varepsilon)+\varepsilon \ , \ 1 \ ]$

b) $u^* = [0,1]$

c) $u^* = \left[A - \frac{B}{1+\varepsilon} \ , \ A - \frac{B\varepsilon}{1+\varepsilon}\right]$, falls $u(2\pi) < 1$

$u^* = [(A-B)(1-\varepsilon)+\varepsilon \ , \ 1 \ ]$, falls $u(2\pi) = 1$

d) $u^* = [0, \ A(1-\varepsilon)]$

Die verschiedene Fälle werden in Abbildung 13 vorgestellt.

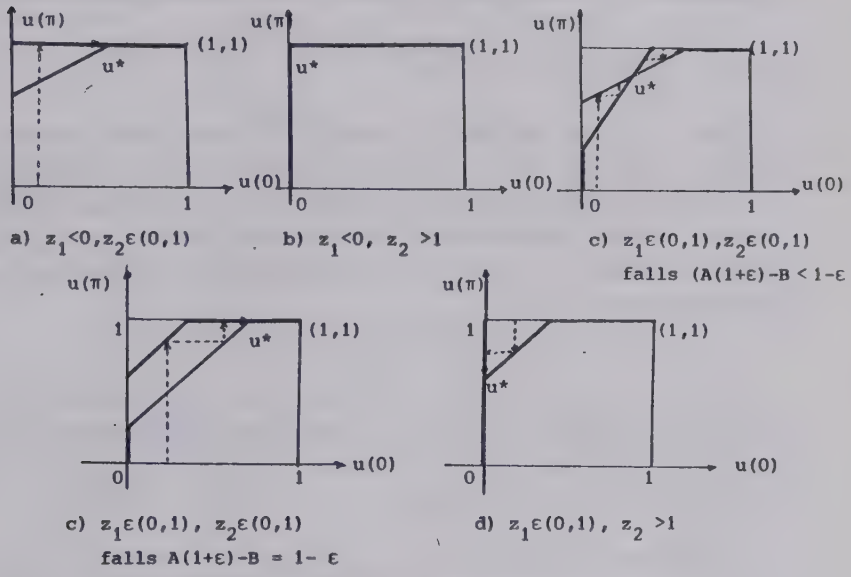


Abb. 13. Spezielle Fälle des Abschnitts 3.

Die Schlußfolgerung ist: Im Fall 3 gibt es eine asymptotisch stabile periodische Lösung, die im invarianten Block liegt. Die Lage der periodischen Lösung hängt von dem ε-Wert, d.h. von $e^{-\tilde{t}}$, ab.

Vom biologischen Gesichtspunkt aus kann man sich die verschiedenen Fälle, um die Lage des Attraktors u^* zu

bestimmen, folgendermaße erklären:

Die jeweilige Lage des Attraktors u* hängt ab vom Anfangsniveau der Wasserdisposition und vom Nettogehalt A - B an Wasser in den Schließzellen. Die Phase der Schwingung wird durch den Zeitpunkt festgelegt, in dem die Lösung in die Region I eintritt.

Fall 4. $0 < (A-B) < A < 1$.

Solange sich der Zustand im Bereich $u < 0$ befindet, nimmt u monoton wachsend zu bis u den invarianten Block $u \in [A-B, A]$, $\theta \in [0, 2\pi]$ erreicht, der einen asymptotischen stabilen Attraktor u* hat. Beginnt andererseits die Trajektorie bei $u > 1$, so ist u monoton fallend bis u den invarianten Block trifft. Siehe Abbildung 14.

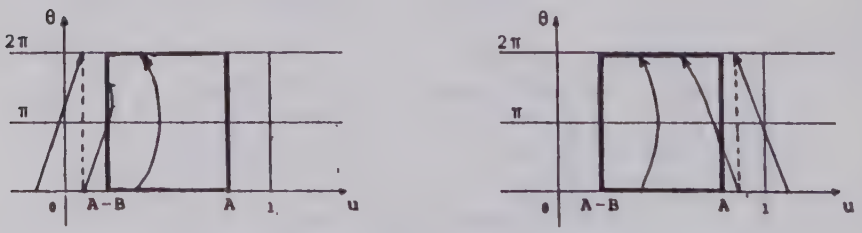


Abb. 14. Phasenebene des Systems (15) im Fall 4

Dieser Fall hat auch zwei Geraden, die sich aus

$$u(\pi) = A(1-\varepsilon) + u_o\varepsilon$$

und

$$u(2\pi) = (A-B)(1-\varepsilon) + A(1-\varepsilon)\varepsilon + u_o\varepsilon^2$$

ergeben. Setzt man die Endpunkte des Intervalls [A-B,A] für u_0 ein, so gilt

$$u_o = A-B \rightarrow \begin{cases} u(\pi) = A - B\varepsilon \\ u(2\pi) = A - B(1-\varepsilon+\varepsilon^2) \end{cases}$$

und

$$u_o = A \rightarrow \begin{cases} u(\pi) = A \\ u(2\pi) = A - B(1-\varepsilon)\,. \end{cases}$$

Hier findet man, daß es auch einen stabilen Attraktor u^* gibt, dessen Koordinaten in der $(u(\pi),u(2\pi))$-Ebene

$$u^* = \left\{A - \frac{B}{1+\varepsilon} \quad , A - \frac{B\varepsilon}{1+\varepsilon}\right\}$$

sind, wie Abbildung 15 zeigt.

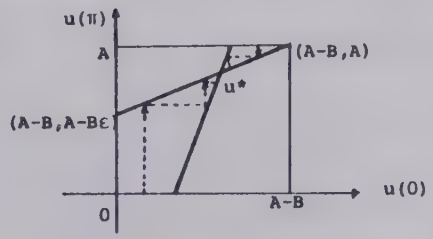


Abb. 15. Stabiler Attraktor u^* im Fall 4.

Auch hier kann man schließen, daß u* eine asymptotisch stabile Lösung des Systems (15) im Fall 4 ist, die in dem invarianten Block liegt, d.h.

$$u^*(t) = A - \frac{B}{1+e^{t}} \quad , \qquad \text{falls } \theta_o \in [0,\pi)$$

$$u^*(t) = A - \frac{Be^{t}}{1+e^{t}} \quad , \qquad \text{falls } \theta_o \in [\pi,2\pi)$$

$$\theta(t) = \theta_o + \gamma t \ .$$

Fall 5. $0 < (A-B) < 1 < A$.

Im Fall 5 nimmt u monoton zu bis es den invarianten Block $u \in [A-B,1]$, $\theta \in [0,2\pi]$ erreicht, solange sich der Zustand im Bereich $u < 0$ befindet.

Beginnt indessen die Trajektorie ihre Bewegung bei $u > A$ dann wächst u in dem Bereich 1, bis es den invarianten Block $u \in [A-B,1]$, $\theta \in [0,2\ ]$ erreicht, der eine asymptotisch stabile Lösung enthält, s. Abb. 16.

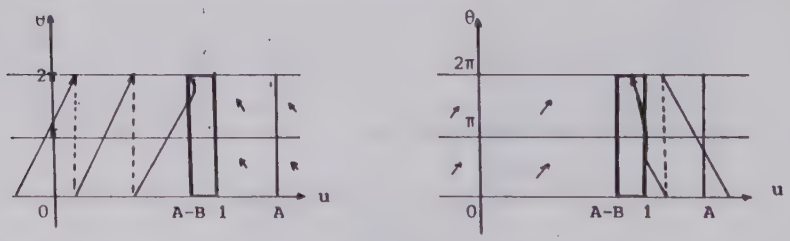


Abb. 16. Phasenebene des Systems (15) im Fall 5.

Die Geraden in diesem Fall haben die Form

$$u(\pi) = A(1-\varepsilon) + u_o\varepsilon$$

und

$$u(2\pi) = (A-B)(1-\varepsilon) + A(1-\varepsilon)\varepsilon + u_o\varepsilon^2$$

deren Schnittpunkte mit der $(u(\pi), u(2\pi))$-Ebene sich aus

$$u_o = A-B \Rightarrow \begin{cases} u(\pi) = A - B\varepsilon \\ u(2\pi) = A - B(1-\varepsilon+\varepsilon^2) \end{cases}$$

und

$$u_o = 1 \Rightarrow \begin{cases} u(\pi) = A(1-\varepsilon) + \varepsilon \\ u(2\pi) = (A-B)(1-\varepsilon) + A(1-\varepsilon)\varepsilon + \varepsilon^2 \end{cases}$$

ergeben, wie Abbildung 17 vorstellt.

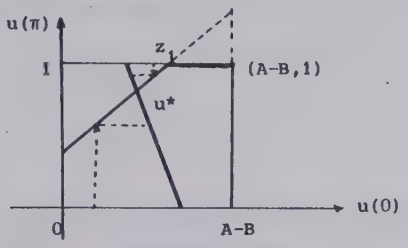


Abb. 17. Attraktor u* des Systems (15) im Fall 5.

Die z_1-Koordinaten findet man in $(u(\pi),1)$, d.h.,

$$z_1 = \left(\frac{1 - A(1-\varepsilon)}{\varepsilon} , 1 \right),$$

somit sind die u*-Koordinaten im Fall 5

$$u^*(u(\pi),u(2\pi)) = \left\{ \frac{A(1+2\varepsilon)-(B+\varepsilon)}{1+\varepsilon} \; , \; \frac{A(1+\varepsilon+\varepsilon^2)-(B+\varepsilon)\varepsilon}{1+\varepsilon} \right\}$$

und damit ist die asymptotisch stabile Lösung des Systems (15), unter den Bedingungen des Falles 5, wie folgt

$$u^*(t) = A + \frac{A\varepsilon - (B+\varepsilon)}{1+\varepsilon} \quad , \quad \text{falls } \theta_o \varepsilon [\, 0,\pi)$$

$$u^*(t) = A + \frac{[A\varepsilon - (B+\varepsilon)]\varepsilon}{1+\varepsilon} \quad , \quad \text{falls } \theta_o \varepsilon [\, \pi ,2\pi)$$

$$\theta(t) = \theta_o + \gamma t \quad , \quad \varepsilon =: e^t$$

Die Schlußfolgerung ist, daß die u*-Koordinaten von Fall 2 bis 5 folgende Form haben:

2. $u^* = \left[A - \frac{B}{1+\varepsilon} \; , \; A - \frac{B\varepsilon}{1+\varepsilon} \right]$

3. $u^* = [\varepsilon + (A-B)(1-\varepsilon), \; 1]$

   $u^* = [0,1]$

   $u^* = \left[A - \frac{B}{1+\varepsilon}, \; A - \frac{B\varepsilon}{1+\varepsilon} \right]$

   $u^* = [\varepsilon + (A-B)(1-\varepsilon), \; 1]$

   $u^* = [0, \; A(1-\varepsilon)]$

4. $u^* = \left[A - \frac{B}{1+\varepsilon}, \; A - \frac{B\varepsilon}{1+\varepsilon} \right]$

5. $u^* = \left[A + \frac{A\varepsilon-(B+\varepsilon)}{1+\varepsilon} \; , \; A + \frac{A\varepsilon-(B+\varepsilon)\,\varepsilon}{1+\varepsilon} \right]$

wobei eigentlich nur fünf verschiedene Sonderfälle gelten, d.h.,

Falls $A < 1$ $\quad u^* = \left[A - \frac{B}{1+e^{-\tilde{t}}} \, , \, A - \frac{B}{1+e^{-\tilde{t}}} \right]$

Falls $A-B < 1 < A$ $\quad u^* = \left[A + \frac{Ae^{-\tilde{t}} - (B+e^{-\tilde{t}})}{1+e^{-\tilde{t}}} , A + \frac{Ae^{-\tilde{t}} - (B+e^{-\tilde{t}})e^{-\tilde{t}}}{1+e^{-\tilde{t}}} \right]$

Falls $1 < A < \frac{1}{1+e^{-\tilde{t}}}$ $\quad u^* = [0, \, A(1-e^{-\tilde{t}})]$

Falls $1 < A = \frac{1}{1+e^{-\tilde{t}}}$ $\quad u^* = [0,1]$

Falls $\frac{1}{1+e^{-\tilde{t}}} < A$ $\quad u^* = [e^{-\tilde{t}} + (A-B)(1-e^{-\tilde{t}}), 1]$

wo die Wasserbereitschaft in der Pflanze zwei Regionen aufweist: eine für $A < 1$ und die andere für $1/(1+e^{-\tilde{t}}) < A$, d.h., zum Zeitpunkt des Eintritts in die Region, wo der stomatäre Apparat oszilliert, wächst die Wasserdisposition einerseits von einem Wert $A = \varphi_o/(1-e^{-\tilde{t}})$ bis zu einem, wo $A = \varphi$ mit $\varphi < \varphi_c$, andererseits von einem Wert $A = \varphi$ mit $\varphi < \varphi_o$ bis $A = \varphi_o$.

In der ersten Region werden die Werte der Wasserdisposition nur durch die Maximalgrenze des Wasserpotentials der Pflanzen und unter Stressbedingungen bestimmt, und in der anderen auch noch durch den Wert der oszillatorischen Periode θ der Pflanze zum Zeitpunkt des Eintritts in Region 1 (Phase der Oszillation)

Es ist interessant zu beobachten, daß, indem man die Werte, sowohl der Wasserdisposition, wie auch der Periode des stomatären Apparats zum Zeitpunkt des Eintritts in Region 1 variiert, sich ein Verhaltensmuster des Gleichgewichtszustandes bildet. Dieser ist nur davon abhängig, ob der (A-B)-Wert (der Nettogehalt des Wassers in den Schließzellen) größer oder kleiner Null für bestimmte ε-Werte ist.

Fall 6. $1 < A-B < A$

Solange sich der Zustand im Bereich $u > A$ befindet, nimmt u monoton ab. Schließlich erreicht die Trajektorie den Attraktor A-B, d.h., u strebt monoton gegen A-B.

Beginnt anderseits die Trajektorie in Bereich $u < 0$, so verläuft sie zuerst im Bereich $u < 0$, erreicht dann den Bereich $0 < u < 1$, und strebt schließlich gegen A - B.

In diesem Falle ist die periodische Lösung

$$u(t) \equiv A - B$$

$$\theta(t) = \theta_o + \gamma t$$

für $\theta \varepsilon [0, 2\pi)$ global attrahierend.

Aus biologischer Sicht kann man diesen Fall folgendermaßen erklären: Die Wasserdisposition A ist groß (über der Maximalgrenze φ_o der oszillatorischen Region), die Wasserverdunstung B ist gering, also ist der Wassergehalt im Innere der Schließzellen hoch, dann bleibt die Pore ständig offen. Siehe Abb. 18.

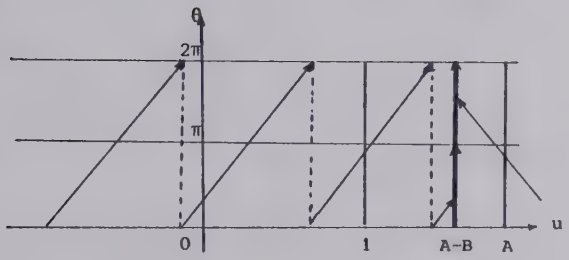


Abb. 18. Phasenebene des Systems (15) im Fall 6.

Hiermit kann man so schließen: Es gibt eigentlich 7 verschiedene Möglichkeiten eine stabile periodische Lösung für das Systems (15) zu haben, die von dem A-Wert und dem θ_o-Wert abhängig sind, d.h., von der Wasserdisposition der Pflanzen und von der Phase zum Zeitpunkt des Eintritts von Region 0 in Region 1, bzw. von Region 1 in Region 0.

Diese Fälle sind:

1. Falls $A < 0$

$$u(t) = A$$
$$\theta(t) = \theta_o + \gamma t$$

2. Falls $A-B<0<A<1$

$$u(t) = A - \frac{B}{1+e^t} \qquad \text{falls } \theta_o \in [0,\pi)$$
$$u(t) = A - \frac{Be^t}{1+e^t} \qquad \text{falls } \theta_o \in [\pi,2\pi)$$
$$\theta(t) = \theta_o + \gamma t$$

3. Falls $A-B<1<A$

$$u(t) = A + \frac{Ae^t-(B+e^t)}{1+e^t} \qquad \text{falls } \theta_o \in [0,\pi)$$
$$u(t) = A + \frac{[Ae^t-(B+e^t)]e^t}{1+e^t} \qquad \text{falls } \theta_o \in [\pi,2\pi)$$
$$\theta(t) = \theta_o + \gamma t$$

4. Falls $1<A<\frac{1}{1-e^{t}}$ $\quad u(t) = 0$ falls $\theta_o \in [0,\pi)$

$u(t) = A(1-e^{t})$ falls $\theta_o \in [\pi,2\pi)$

$\theta(t) = \theta_o + \gamma t$

5. Falls $1<A=\frac{1}{1-e^{t}}$ $\quad u(t) = 0$ falls $\theta_o \in [0,\pi)$

$u(t) = 1$ falls $\theta_o \in [\pi,2\pi)$

$\theta(t) = \theta_o + \gamma t$

6. Falls $1<\frac{1}{1-e^{t}}<A$ $\quad u(t) = e^{t}+(A-B)(1-e^{t})$ falls $\theta_o \in [0,\pi)$

$u(t) = 1$ falls $\theta_o \in [\pi,2\pi)$

$\theta(t) = \theta_o + \gamma t$

7. Falls $A-B<1<A$ $\quad u(t) = A-B$

$\theta(t) = \theta_o + \gamma t$.

4. Analytische Stabilitätsanalyse des Modells.

Um das Verhalten des gekoppelten synchronisierten Systems

$$\dot{u}_i = A - u_i - BF(u_i;\theta_i)$$

$$\dot{\theta}_i = \gamma \qquad (18)$$

$$F(u_i;\theta_i) = \begin{cases} 0 & u < 0 \ ; \ 0 \leq \theta < \pi \\ 1 & u > 1 \ ; \ \pi \leq \theta < 2\pi \end{cases}$$

besser einzusehen, betrachte man eine Situation, wo die Gleichung (18) eine in u konstante Lösung u* besitzt. Diese Lösung ist offensichtlich asymptotisch stabil, da die entsprechende Gleichung dann die Form

$$\dot{u} = A - u$$

bzw

$$\dot{u} = A - B - u$$

hat.

Im folgenden zeigen wir, daß dieser Zustand auch bei Kopplung der Oszillatoren stabil bleibt. In jedem der beiden Fällen lautet die linearisierte Gleichung

$$\frac{d\xi_i(t)}{dt} = C[\xi_{i+1}(t) - 2\xi_i(t) + \xi_{i-1}(t)] - \xi_i(t)$$

und (19)

$$\frac{d\theta_i(t)}{dt} = \gamma ,$$

wobei $\xi_o = \xi_1$ und $\xi_{N+1} = \xi_N$ in der Gleichung (19) zu setzen ist.

Dies ist ein bekanntes Differentialgleichungssystem, wie es sich etwa auch aus der Diskretisierung der Wärmeleitungsgleichung

$$u_t = u_{xx} - u$$

ergibt.

In Vektorschreibweise

$$\dot{\xi} = CD\xi - \xi ,$$

wo

$$D = \begin{bmatrix} -1, & +1, & & & & \\ +1, & -2, & +1, & & 0 & \\ & +1, & -2, & +1, & & \\ & & \ddots & \ddots & \ddots & \\ & 0 & & \ddots & \ddots & \\ & & & & , +1, & -1 \end{bmatrix}.$$

Das charakteristische Polynom von D läßt sich mit Hilfe der Tschebyscheff-Polynome ausdrücken. Man kann aber auch direkt den Ansatz

$$\xi_i(t) = e^{\lambda t}\cos(\Omega_i+\beta) \tag{20}$$

machen. Dann erhält man

$$\lambda = -1 - 2(1-\cos\Omega) \tag{21}$$

und

$$\cos\beta = \cos(\Omega+\beta), \tag{22}$$

$$\cos(\Omega N+\beta) = \cos(\Omega(N+1)+\beta) \tag{23}$$

Substituiert man (23) in (22) und faßt mit der trigonometrischen Identität

$$\cos(\Omega+\beta) = \cos\Omega\cos\beta - \sin\Omega\sin\beta$$

zusammen, so ergibt sich

$$\cos(\Omega N+(\Omega+\beta)) = \cos(\Omega N)\cos(\Omega+\beta) - \sin(\Omega N)\sin(\Omega+\beta)$$

und

$$\cos(\Omega N+\beta) = \cos(\Omega N)\cos\beta - \sin(\Omega N)\sin\beta.$$

Da

$$\cos(\Omega N+\beta) = \cos(\Omega N+(\Omega+\beta))$$

ist, ist entweder

$$\sin(\Omega+\beta) = \sin\beta$$

oder

$$\sin(\Omega N) = 0.$$

Man erhält

$$\Omega = 0$$

bzw.

$$\Omega = \frac{k\pi}{N} \quad , k = 1,2,....,N-1,$$

welches unter

$$\Omega = \frac{k\pi}{N} \quad , k = 0,1,2,...,N-1 \tag{24}$$

zusammengefaßt wird.

Unter der gegebenen Voraussetzung (24) gilt

$$\lambda = -1 - 2C(1-\cos\frac{k\pi}{N}), \quad k = 0,1,2,...,N-1$$
$$\Omega = \frac{k\pi}{N} \quad , \quad \beta = -\frac{k\pi}{2N} \tag{25}$$

Wenn man die Ω, β, λ-Werte in Gleichung (19) einsetzt, wird man für die Differentialgleichung (18) N linear unabhängige Vektorlösungen haben.

Damit, falls

$$C > 0 \rightarrow \lambda \leq -1 < 0, \text{ für } \underline{\text{alle}} \text{ k und } \underline{\text{alle}} \ \xi_i(0)$$

und gesetzt, daß (19) gilt, gilt für

$$\lambda < 0 \rightarrow \xi_i(t) \rightarrow 0, \text{ falls } t \rightarrow \infty$$

Das bedeutet, falls C>0 ist das Differentialgleichungssystem (18) <u>asymptotisch stabil</u> für alle $\xi_i(0)$.

Biologisch heißt das: Wenn die Diffusionsrate C des Wasser sich vergrößert, verkleinert sich die Zeit, die der Oszillator braucht, um die Region, wo er schließlich bleiben wird, zu erreichen. Aber sobald er die Region 0 erreicht hat, hat C keine Wirkung mehr.

Da man, um die Stabilität weiter zu bearbeiten, eine nicht lineare Analyse braucht, haben die Autoren [65] über ihr Modell weitere Information durch numerische Integration erhalten.

Hiermit wird das System (18) durch eine ähnliche Gleichung mit glatter Funktion ersetzen, um die Existenz einer einzigen periodischen Lösung zu beweisen.

Wir ersetzen das System (18) durch ein ähnliches System mit glatter Funktion F und beweisen die Existenz einer einzigen periodischen Lösung.

5. Existenz periodischer Lösungen

Satz

Sei

$$\dot{u} = A - u - BF(u;\theta) = g(u;\theta)$$

$$\dot{\theta} = \gamma \qquad (26)$$

mit

$$F(u;\theta) = \frac{1}{1+e^{-\alpha\left(u - \frac{\varphi_o-\varphi_c}{2}\sin\theta - \frac{\varphi_o+\varphi_c}{2}\right)}} .$$

Es existiert genau eine periodische Lösung (der Periode $2\pi/\gamma$).

Beweis

Ohne Beschränkung der Allgemeinheit nimmt man $\gamma = 1$ an.

Sei $G(t,u)$ der Lösungoperator von (26), d.h., zu gegebenem u_o ist $G(t,u_o)$ die Lösung von $\dot{u} = g(u,t)$ mit dem Anfangswert $u(0) = u_o$, ausgewertet an der Stelle t.

Die Fixpunkte von $G(2\pi,u)$ entsprechen den periodischen Lösungen des Differentialgleichungssystems (26).

Im Grenzfall $u \to \pm\infty$ erhält man, daß

$$\dot{u} \approx -u + O(1)$$

also

$$u \approx e^{-t} u_o \qquad \text{für } |u_o| \text{ groß}$$

$$G(2\pi, u_o) \approx e^{-2\pi} u_o$$

ist.

Allgemein gilt

$$G(t,u_o) = u_o + \int_0^t g(u(s),s)ds$$

$$= u_o + \int_0^t g(G(s,u_o),s)ds .$$

Durch Ableiten nach u an der Stelle u_o erhält man

$$G_{u_o}(t,u_o) = 1 + \int_0^t g_u(G(s,u_o),s) G_{u_o}(s,u_o)ds,$$

also insbesondere

$$G_{u_o}(0,u_o) = 1 .$$

Durch nochmaliges Differenzieren nach t folgt daraus

$$\frac{dG_{u_o}(t,u_o)}{dt} = 0 + g_u(G(t,u_o),t) G_{u_o}(t,u_o). \qquad (27)$$

Dies ist das um die Lösungskurve $u(t) = G(t,u_o)$ linearisierte Differentialgleichungssystem (18).

Mit den Abkürzungen

$$\beta(t) = g_u(G(t,u_o),t)$$

$$v(t) = G_{u_o}(t,u_o)$$

erhält man aus (27)

$$\dot{v}(t) = \beta(t)v(t). \tag{28}$$

Trivialerweise gilt

$$g_u(u,t) < -1 \text{ , für alle } u,t \in \mathbb{R}, \tag{29}$$

also

$$\beta(t) \leq -1 \text{ , für alle } t \in \mathbb{R}. \tag{30}$$

Durch Integration von (29) erhält man

$$v(t) = v_o e^{\int_0^t \beta(t)dt} . \tag{31}$$

Also folgt aus der Abschätzung (30)

$$v(t) \leq v_o e^{-2\pi} .$$

Es ist

$$v_o = G_{u_o}(0,u_o) = 1 ,$$

woraus sich die Grenzwerte

$$0 < v(t) \leq e^{-t} < 1, \text{ für alle } t \in [0,\infty) \text{ ergeben.} \tag{32}$$

Also gilt $v(2\pi) = G_{u_o}(2\pi,u_o) \in (0,e^{-2\pi}] \subset (0,1)$

für alle $u_o \in \mathbb{R}$ und man kann den Kontraktionssatz anwenden.

Es folgt, daß es genau eine Lösung der Fixpunktgleichung $u_o = G(2\pi,u_o)$ gibt. Die Eindeutigkeit des Fixpunktes ergibt sich, weil die Abschätzung von $G_{u_o}(2\pi,u_o)$ global für

alle $u_o \in \mathbb{R}$ gilt.

Da die Fixpunkte der Abbildung $u_o \longrightarrow G(2\pi,u_o)$ eindeutig den periodischen Lösungen von (26) entsprechen, ist damit Existenz und Eindeutigkeit der periodischen Lösung bewiesen.

Aus der Kontraktionsbedingung folgt weitherhin, daß die periodische Lösung global attraktiv ist.

Sei u^* der Fixpunkt und $u^*(t)$ die zugehörige periodische Lösung von (26).

Sei

$$u_o,\ G(2\pi,u_o),\ G(2\pi,G(2\pi,u_o)) = G^2(2\pi,u_o)$$

eine Folge, wie Abbildung 19 zeigt, so daß

$$u^*(t) = G(2\pi,u)$$

ist.

Aus (32) folgt

$$v(t) = G_{u_o}'(2\pi,u_o) < 1.$$

Daraus folgt, daß

$$\left|\frac{du^*(t)}{du}\right|_{u=u^*} < 1$$

ist. Daher ist die periodische Lösung stabil.

Es gilt $\lim_{n\to\infty} u(2\pi n+t) = u^*(t)$, für alle $t \in [0,2\pi]$ (33)

Also ergibt sich (33) aus der stetigen Abhängigkeit der Lösung (auf den Kompaktum $t\in[0,2\pi]$) von den Anfangsdaten. (siehe Abb. 19).

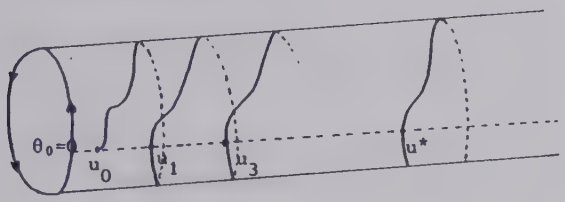


Abb. 19. Folge u_o, $G(2\pi,u_o),\ldots G^n(2\pi,u_o)$ des Systems (26).

Bemerkung:

Der Oszillator (26) hat jetzt 6 Parameter, d.h., das System wird durch die Parameter $A,B,\varphi_o,\varphi_c,\alpha,\gamma$ definiert.

Nimmt man die Amplituden der Verschiebung gleich

$$\varphi_o + \varphi_c = 0, \qquad \varphi_o - \varphi_c = 2, \qquad \alpha = 1$$

an, so vereinfacht sich (26), wie folgt

$$\dot{u} = A - u - \frac{B}{1+e^{-(u-\sin\theta)}} \tag{34}$$

$$\dot{\theta} = \gamma$$

Nun hat man einen Oszillator mit genau einer periodischen Lösung, der Zustandsraum ist $T\times\mathbb{R}$ mod 2π.

Wenn man N verschiedene Oszillatoren nimmt, so approximieren die Lösungen des Differentialgleichungssystems (26) den von den periodischen Lösungen gebildeten Torus.

IV. Ein Wasser- und CO_2-Verhältnis-Modell für die stomatäre Bewegung

1. Formulierung des Modells

Im folgenden wird ein weiteres Modell für die Bewegung der Stomata entwickelt und analytisch diskutiert werden.

Im Unterschied zu den ersten zwei Modellen, bei denen nur die Wasserbewegungen in der Pflanze betrachtet wurden, wird hier die Rolle des Stomas als Regulator des Transpirations-CO_2-Assimilierungsprozesses betrachtet. Mit Differentialgleichungen für den Wasser- und CO_2-Gehalt eines stomatären Apparats wird versucht, die im Experiment an Pflanzen unter natürlichen Bedingungen beobachteten Porenweiteschwankungen als eine von dem osmotischen Zustand der Pflanzen verursachte Regulation zu deuten. Die im besonderen für die Bewegung der Spaltöffnungen neben der Wasserdampfkonzentration (Turgor) wichtige CO_2-Konzentration im Interzellularraum wird in einem dritten Modell mitberücksichtigt. Dadurch wird es aber erforderlich, weitere mit der CO_2-Aufnahme zusammenhängende Größen aufzunehmen und neue Gleichungen zu formulieren.

Wie in den ersten Kapiteln dargelegt, sind vermutlich die intrazelluläre CO_2-Konzentration und der Turgor in den Schließzellen adäquate Variablen für ein minimales Modell. Dabei kann man annehmen, daß der Turgor etwa proportional zur Porenweite und zum osmotischen Potential ist. Diese Zustandsvariablen werden mit $x([CO_2])$ und y (Turgor) bezeichnet. Die Eingangsvariablen des Systems sind die Lichtintensität u und das Wasserpotential v der gesamten Pflanze, bzw. des Gewebes in der Nähe des Stomas.

Man nehme an, daß für einen kleinen Zeitabschnitt $\Delta t > 0$ sich x und y folgendermaßen verändern:

$$x(t+\Delta t) - x(t) = - f_1(x,u)\Delta t + f_2(x,y)\Delta t$$
$$y(t+\Delta t) - y(t) = f_3(y,v)\Delta t + f_4(x,y)\Delta t \,. \qquad (1)$$

Hierbei werden für die Funktionen f_i die einfachsten denkbaren Abhängigkeiten angenommen, und zwar:

Die Funktion f_1 beschreibt die Photosynthese-Aktivität im Mesophyll und in den Kranzzellen. Dabei wird angenommen, daß die Photosynthese-Aktivität proportional zur Lichtintensität u ist, sonst aber einer Sättigungskinetik ("Michaelis-Menten") folgt,

$$f_1(x,u) = k_1 \frac{xu}{1+x} \,. \qquad (2)$$

Die Funktion f_2 beschreibt den Ausgleich der CO_2-Konzentration durch das Stoma zwischen Außenmedium und Stoma-Lumen. Dabei wird ein lineares Gesetz angenommen, wobei der Fluß proportional zur Porenweite und zur CO_2-Konzentrationsdifferenz ist

$$f_2(x,y) = k_2(\alpha - x)y \,. \qquad (3)$$

Darin ist α die äußere CO_2-Konzentration.

Die Funktion f_3 beschreibt die Übertragung des Wasserpotentials in die Schließzelle, d.h. die Angleichung des Turgors in der Schließzelle an den des umliegenden Gewebes. Auch hier wird ein lineares Gesetz eingeführt

$$f_3(y,v) = k_3(v-y). \qquad (4)$$

Wie schon in den ersten Kapiteln diskutiert, wird der Turgor durch die Co_2-Konzentration beeinflußt. Für diese komplizierte, schnelle Reaktion nimmt man auch nur eine linear Ab-

hängigkeit an

$$f_4(x,y) = k_4(\gamma - x). \tag{5}$$

Dabei spielt der Parameter γ die Rolle eines Schwellenwertes. Man könnte anstelle der oben genannten Funktionen allgemeinere Abhängigkeiten betrachten. Dann sollten aus biologischen Gründen wenigstens die folgenden Bedingungen erfüllt sein:

$$\frac{\partial f_1}{\partial u} > 0 , \quad \frac{\partial f_1}{\partial x} > 0$$

$$\frac{\partial f_2}{\partial y} > 0 , \quad \frac{\partial f_2}{\partial x} < 0 \tag{6}$$

$$\frac{\partial f_3}{\partial y} < 0 , \quad \frac{\partial f_4}{\partial x} < 0$$

für $0 < x < \varkappa$, $y > 0$.

Mit dem Grenzübergang $\Delta t \to 0$ ergibt sich das System

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -k_1 \frac{xu}{1+x} + k_2(\varkappa - x)y \\ \dot{y} &= k_3(v-y) + k_4(\gamma - x). \end{aligned} \tag{7}$$

Man ersetzt jetzt $t = c\tilde{t}$ mit $y = d\tilde{y}$, $u = \tilde{u}/k_1 c$, $v = d\tilde{v}$ mit positiven c,d und läßt dann die "~" wieder weg,

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -\frac{xu}{1+x} + cdk_2(\varkappa - x)y \\ \dot{y} &= k_3 c(v-y) + \frac{k_4 c}{d}(\gamma - x) \end{aligned} \tag{8}$$

mit $c = \frac{1}{k_3}$ und $d = \frac{1}{ck_2} = \frac{k_3}{k_2}$, $\beta = \frac{k_4 c}{d} = \frac{k_4 k_2}{k_3^2}$ ergibt sich das skalierte System

$$\dot{x} = -\frac{xu}{1+x} + (\alpha - x)y$$

$$\dot{y} = v - y - \beta(\gamma - x), \qquad (9)$$

wo β als die Ausgleichrate der Malat-Konzentration durch Übertragung der Abscisinsäure (ABA) gedeutet werden kann. Das heißt, β ist proportional zur Ausgleichrate der CO_2-Konzentration, die durch Veränderungen des Wasserpotentials in den Schließzellen gegeben wird.

Natürlich wird dieses System nur in $x > -1$, $y \in \mathbb{R}$ betrachtet. Diese Teilmenge des $\mathbb{R}^2$ ist invariant. Ebenso ist der Streifen $-1 < x < \alpha$ positiv invariant.

2. Stabilitätsanalyse

Die Gleichungen der Isoklinen $\dot{x} = 0$ und $\dot{y} = 0$ sind

$$y = \frac{1}{\alpha - x} \cdot \frac{xu}{1+x} \qquad (10)$$

$$y = v + \beta(\gamma - x). \qquad (11)$$

Die erste wird von Lichtintensitätsveränderungen beeinflußt, die andere ist vom Wasserpotential im Inneren der Pflanze abhängig. Stationäre Zustände erfüllen beide Gleichungen.

Elimination von y aus (10) und (11) ergibt die kubische Gleichung für x

$$xu = (\alpha - x)(1+x)[v + \beta(\gamma - x)] =: f(x). \qquad (12)$$

Die rechte Seite ist ein kubisches Polynom mit den Wurzeln $x = -1$ und

$$x = \alpha \quad , \quad x = \frac{v}{\beta} + \gamma = \alpha'. \qquad (13)$$

Dabei kann α größer, kleiner oder gleich α' sein.

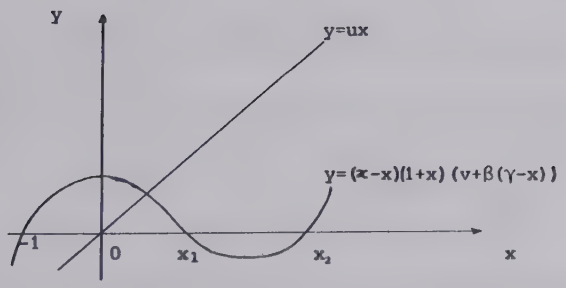


Abb. 1. Lösungskurve des Modells

Man sieht unmittelbar, daß für jedes $u > 0$ zwei reelle, positive Schnittpunkte x_1, x_2 existieren mit

$$0 < x_1 < \min(x, x') \leq \max(x, x') < x_2 .$$

Weiterhin ist x_1 eine fallende Funktion von u mit

$$\lim_{u \to 0} x_1 = \min(x, x') , \quad \lim_{u \to \infty} x_1 = 0 \tag{14}$$

und x_2 eine wachsende Funktion von u mit

$$\lim_{u \to 0} x_2 = \max(x, x') , \quad \lim_{u \to \infty} x_2 = \left(\frac{u}{\beta}\right)^{1/2} . \tag{15}$$

Für die entsprechende Ordinate des stationären Punktes gilt

$$y_i = v + \beta(\gamma - x_i) \qquad i = 1,2,\ldots,N .$$

Also ist y_1 eine wachsende Funktion von u, während y_2 eine fallende Funktion von u ist.

Da in (12) das Vorzeichen des Faktors $(x-x)(1+x)$ von v be-

kannt ist, sieht man sofort:

$\bar{x}_1$ und $\bar{x}_2$ sind monoton wachsende Funktionen von v.

Aus biologischer Sicht wäre es besser, Gleichung (12) in der Form

$$\frac{xu}{1+x} = (\alpha-x)(v+\beta(\gamma-x) \qquad (16)$$

zu schreiben, also eine Hyperbel mit einer Parabel zum Schnitt zu bringen.

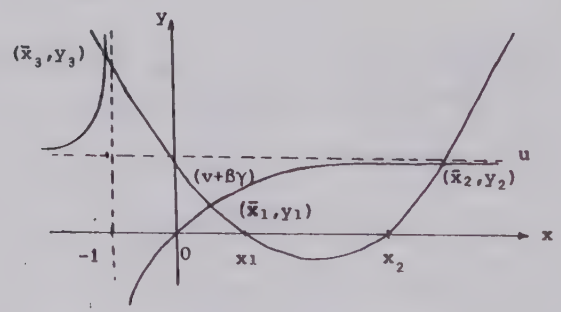


Abb. 2. Lösungskurve des Systems.

Hier beschreibt die Hyperbel die Sättigungskurve der Photosynthese in Abhängigkeit von der CO_2-Konzentration, und die Parabel den Ausgleich der CO_2-Konzentration durch Übertragung des Wasserpotentials unter der Bedingung, daß der Turgor konstant gehalten wird. Die Monotonie-Eigenschaften kann man auch aus dieser Abbildung 2 ablesen.

Die biologische Bedeutung der Monotonie-Eigenschaften ist die folgende:
Da $\alpha > 0$ und γ proportional zu α ist, ist der zweite stationäre Punkt x_2 von der Änderung des Wasserpotentials abhängig, d.h.

1) Falls $v < 0 < \beta\gamma$ ist, ist die Abszisse des stationären Punktes x_2 negativ und kleiner als $\varkappa$.
2) Falls $v = -\beta\gamma$ ist, so ist x_2 gleich Null.
3) Falls $0 > \beta\gamma > v$ ist, ist die Abszisse des stationären Punktes positiv und größer als $\varkappa$.

Andererseits ist die Ordinate des stationären Punktes negativ. falls $v < 0 < \beta\gamma$ und gleich Null bzw. positiv falls $0 < \beta\gamma < v$.

Die Isoklinen (10), (11) sind in der Abbildung 3 dargestellt.

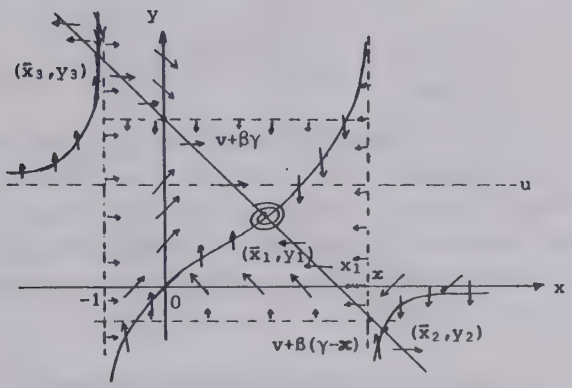


Abb. 3. Phasenebene des Modells (9).

Da aus biologischer Sicht $x \in (0, \varkappa)$ und $y \in (v+\beta(\gamma-\varkappa), v+\beta\gamma)$ sein sollte ergibt sich ein positiver, invarianter Block, der biologisch interessant ist, mit einem stationären Punkt $(\bar{x}_1, y_1)$ in $-1 < x < \varkappa$, $v+\beta(\gamma-\varkappa) < y < v+\beta\gamma$. Aus der Richtung der Isoklinen ergibt sich sofort, daß $(\bar{x}_1, y_1)$ einen Knoten oder Vortex, $(\bar{x}_2, y_2)$ aber einen Sattelpunkt darstellt. Ebenso befindet sich bei $x = -1$ ein Sattelpunkt. Bei $(\bar{x}_3, y_3)$ ist $\bar{x}_3 < -1$.

Die Funktionalmatrix der rechten Seite von (9) ist gegeben durch

$$A(x,y) = \begin{pmatrix} -\frac{u}{(1+x)^2} - y\,, & \varkappa - x \\ -\beta\,, & -1 \end{pmatrix}, \qquad (17)$$

wegen

$$\text{Spur } A(x,y) = -\frac{u}{(1+x)^2} - y - 1 < 0\,, \quad \text{Det } A(x,y) = \frac{u}{(1+x)^2} + y + \beta(\varkappa - x) > 0$$

ist $(\bar{x}_1, y_1)$ stabil. Die Diskriminante in $(\bar{x}_1, y_1)$ ergibt sich, wenn man u und v durch $\bar{x}_1, y_1$ ausdrückt, so daß

$$\Delta = \left(\frac{(\varkappa - \bar{x}_1) y_1}{\bar{x}_1 (1+\bar{x}_1)} + y_1 - 1 \right)^2 - 4\beta(\varkappa - \bar{x}_1)\,.$$

Läßt man $\varkappa, \bar{x}_1, y_1$ fest, mit $0 < x_1 < \varkappa$ und läßt man β wachsen, so wird Δ negativ, und $(\bar{x}_1, y_1)$ wird ein Vortex. Dabei ist aber Spur A stets negativ. Es gibt keine Hopf-Bifurkation. Aus dem negativen Kriterium von Bendixson folgt, daß es keine periodischen Lösungen gibt, deren Orbits ganz in $x > -1$, $y > -1$ liegen.

Es könnte noch "große" periodische Lösungen geben, die in $-1 < x < \varkappa$, teils in $y > 0$ und teils in $y < 0$ verlaufen. Diese Lösungen haben keine biologische Bedeutung.

Wenn $v + \beta(\gamma - \varkappa) \geq 0$ ist, so ist der Bereich $-1 < x < \varkappa$, $y > 0$ positiv invariant, und es gibt keine periodischen Lösungen. Dann ist $(\bar{x}_1, y_1)$ globaler Attraktor in $-1 < x < \varkappa$, $y > 0$.

Die Bedingung $v + \beta(\gamma - \varkappa) \geq 0$ setzt bei gegebenem $\beta(\gamma - \varkappa)$ (da aus biologischen Gründen $\varkappa > \gamma$ ist, so ist diese Größe negativ) eine untere Schranke für das Wasserpotential v voraus.

Um das Verhalten in Abhängigkeit von v zu diskutieren, setzt man u = 0 (Verhalten in Dunkelheit) und man nimmt y (Turgor) fest und die zwei Geraden $x := \varkappa$, $x = \frac{v}{\beta} + \gamma$ mit dem Schnittpunkt $\bar{v} = \beta(\varkappa - \gamma)$.

Die Pore bleibt zu, bis der v-Wert gleich $\beta(\varkappa-\gamma)$ ist, dann öffnet sie sich. Das heißt, wenn das Wasserpotential kleiner als $\bar{v} = \beta(\varkappa-\gamma)$ ist, so ist die innere CO_2-Konzentration kleiner als die äußere und der Turgor ist Null. Die Pore bleibt dann geschlossen. Wenn das Wasserpotential über den $\bar{v}$-Wert steigt, so öffnet sich die Pore und die CO_2-Konzentration steigt auf den Wert $\varkappa$, wie Abbildung 4 zeigt.

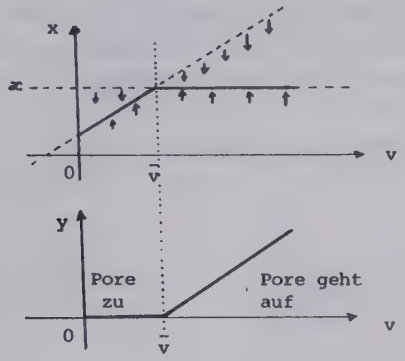


Abb. 4. Verhalten der Pore bei Dunkelheit.

Zur Vereinfachung des Modells führt man die Größe

$$\tilde{v} = v + \beta(\gamma - \varkappa)$$

ein, dann ergibt sich das vereinfachte System

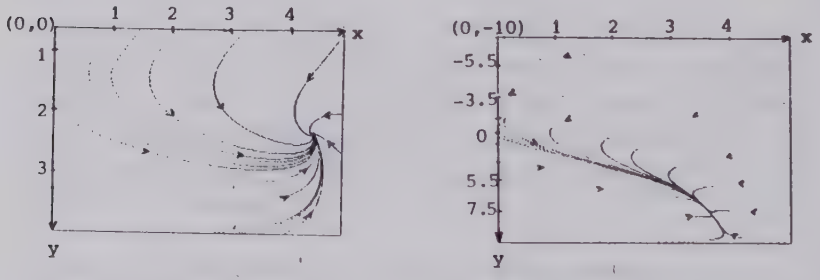
$$\dot{x} = -\frac{xu}{1+x} + (\varkappa - x)y \qquad (18)$$

$$\dot{y} = \tilde{v} - y + \beta(\varkappa - x).$$

Für $\tilde{v} = 0$ schneidet die Isokline $\dot{y} = 0$ die x-Achse gerade im Punkt $x = \alpha$. Für $\tilde{v} > 0$ besitzt das System keine periodische Lösungen.

2.1 Numerische Untersuchung

Das Modell wird durch ein System von zwei gewöhnlichen, gekoppelten Differentialgleichungen beschrieben und beruht auf der Erhaltung des Wasser- und CO_2-Gehalts der Schließzellen. Bei Veränderung des Parameters können verschiedene Typen von Gleichgewichten auftreten, die jeweils ein verschiedenes dynamisches Verhalten des Systems ergeben. Insbesondere, wenn man alle Parameter festhält und die äußere CO_2-Konzentration erhöht, verringert sich der (x_o, y_o)-Wert der Gleichgewichtslage, wie Abbildung 5 zeigt.

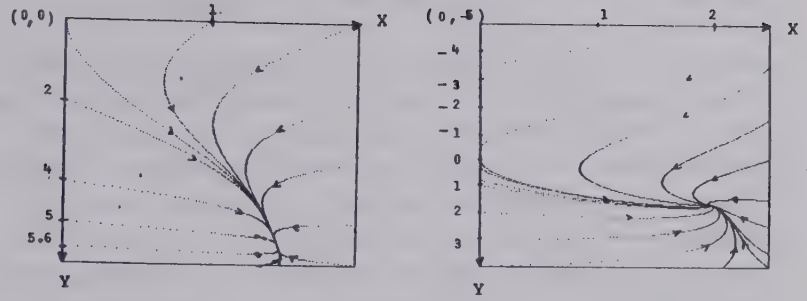


a) Zweitangentiger Knoten mit α=5, β=1, u=1, v=1; im Intervall $y \in (2,2\ 5)$, $x \in (0,5)$

b) Eintangentiger Knoten mit α=5, β=1, u=1, v=1; im Intervall $y \in (-10,10)$, $x \in (0,5)$

Abb. 5. Veränderung des Gleichgewichtslage bei veränderlichem α

Bei starker Veränderung der Lichtintensität und unter den Bedingungen niedriger, äußerer CO_2-Konzentration und genügendem Wasserpotential verändert sich die Lage des Gleichgewichtszustandes, wie Abbildung 6 zeigt. Es bleibt aber bei einem zweitangentigen Knoten.

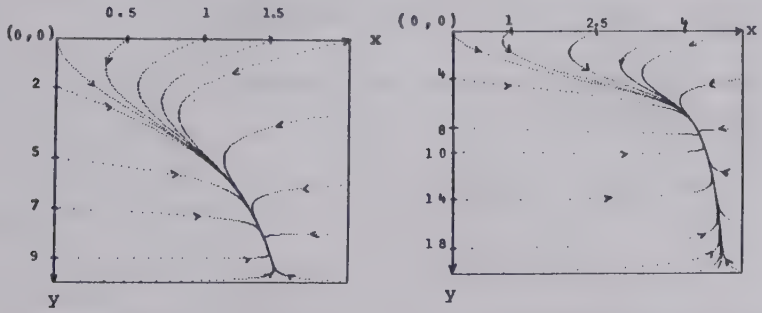


a) Knoten mit $x=2$, $\beta=1$, $u=5$, $v=4$, in Intervall $y \in (0,6)$ $x \in (0,2)$

b) Knoten mit $x=2$, $\beta=1$, $u=1.3$ $v=4$, in Intervall $y \in (-5,4)$ $x \in (0,2.5)$

Abb. 6. Veränderung der Gleichgewichtslage bei veränderlicher Lichtintensität und genügendem Wasser.

Läßt man β, u fest, erhöht man den äußeren CO_2-Konzentrationswert und verringert gleichzeitig das Wasserpotential, so verändert sich die Gleichgewichtslage des zweitangentigen Knotens, wie Abb. 7 zeigt.



a) Knoten mit $x=2$, $\beta=1$, $u=8$, $v=6$, $y \in (0,10)$, $x \in (0,2)$

b) Knoten bei $x=5$, $\beta=1$, $u=8$ $v=6$, $y \in (0,20)$, $x \in (0,5)$

Abb. 7. Veränderung des Gleichgewichtslage bei veränderlicher CO_2-Konzentration und Wasserpotential.

3. Das System mit Verzögerung

Innerhalb des Modells (9) oder (18) können kleine Schwingungen um das Gleichgewicht nicht auftreten. Da in der Natur solche Schwingungen beobachtet werden, versucht man

sie mit Hilfe einer Verzögerung zu erklären.

Ein Teil der PEP-Carboxylase, die CO_2-Fixierung, erzeugt im Citronensäurecyclus Malat als photosynthetisches Primärprodukt. Die Synthese von Malat erzeugt zwei Protonen, so daß einerseits die Leistung eine Protonenpumpe gewährleistet und andererseits der pH-Gradient aufgelöst wird, was wiederum die Wirkung der PEP-Carboxylase hemmt durch Beeinflussung der CO_2-Konzentration. Ein niedriger pH-Wert hemmt den Vorgang der Photosynthese, und dadurch steigt die CO_2-Konzentration im Inneren der Schließzellen. Die Auflösung der pH-Gradient hemmt den Cl^--Ionen Austausch, so daß Malat die Cl^--Ionen ersetzt und damit als Gegenion zu K^+ auftritt, dadurch wird gleichzeitig der intrazelluläre pH-Wert stabilisiert.

Dann sind die beiden biologischen Faktoren, welche das Verzögerungsverhalten oder Schwingungen der stomatäre Apparat verursachen, die Ausgleichrate der Malat-Konzentration und die CO_2-Konzentrationsdifferenz.

Diese Umsetzungen bewirken eine Verzögerung, die man im System (18) so

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -\frac{ux}{1+x} + (\alpha - x)y \\ \dot{y} &= v - y + \beta(\alpha - x(t-\tau)) \end{aligned} \qquad (19)$$

beschreiben kann.

Eine Verzögerung kann approximativ auch durch ein Tiefpaßfilter beschrieben werden.

Das heißt, durch

$$\dot{x} = -\frac{ux}{1+x} + (\varkappa - x)y$$

$$\dot{y} = v - y + \beta(\varkappa - z) \qquad (20)$$

$$\tau\dot{z} = x - z \,,$$

wo die Variable z die Malat-Konzentration beschreiben soll.

4. Das Tiefpaßfilter-System (20).

Die stationären Lösungen des Systems (20) haben die Form (x,y,z), wo (x,y) eine stationäre Lösung von (18) ist.

Die Funktionalmatrix an einem stationären Punkt ist

$$J = \begin{pmatrix} -\frac{u}{(1+\bar{x})^2} - \bar{y} & , & \varkappa - \bar{x} & , & 0 \\ 0 & , & -1 & , & -\beta \\ 1/\tau & , & 0 & , & -1/\tau \end{pmatrix} . \qquad (21)$$

Damit ist das charakteristische Polynom

$$\begin{aligned} \phi(\lambda) &= \left(\frac{u}{(1+\bar{x})^2} + \bar{y} + \lambda\right)(1+\lambda)(1+\tau\lambda) + \beta(\varkappa - \bar{x}) \\ &= \tau\lambda^3 + [1+\tau(1+U\bar{y})]\lambda^2 + [1+(1+\tau)U\bar{y}] \\ &\quad + [U\bar{y} + \beta(\varkappa - \bar{x})] \,, \end{aligned} \qquad (22)$$

wobei

$$U\bar{y} := \frac{u}{(1+\bar{x})^2} + \bar{y}$$

ist. Da aus (10)

$$\bar{y} = \frac{\bar{x}u}{(1+\bar{x})(\varkappa-\bar{x})}$$

ist, so gilt

$$U\bar{y} = \left[\frac{\varkappa - \bar{x}}{\bar{x}(1+\bar{x})} + 1\right]\bar{y} = \left[\frac{\varkappa + \bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\right]\bar{y}. \qquad (23)$$

Es werden solche Werte von u und v gesucht, für die das Polynom $\phi(\lambda)$ rein imaginäre Eigenwerte $\lambda = \pm i\omega$ hat. In einem solchen Falle sind folgende Gleichungen erfüllt:

$$\phi(i\omega) = [U\bar{y} + \beta(\varkappa-\bar{x})] + i\omega[1 + (1+\tau)U\bar{y}]$$

$$-\omega^2[1 + \tau(1+U\bar{y})] - i\omega^3\tau = 0$$

und

$$U\bar{y} + \beta(\varkappa-\bar{x}) = \omega^2(1 + \tau + \tau U\bar{y})$$

$$1 + (1+\tau)U\bar{y} = \omega^2\tau. \qquad (24)$$

Neben die Bedingungen für einen stationären Punkt (10),(11) treten also noch die Gleichungen (24).

Aus (24) kann man ω eliminieren und man erhält

$$[1 + (1+\tau)U\bar{y}][1 + \tau + \tau U\bar{y}] = \tau[U\bar{y} + \beta(\varkappa-\bar{x})].$$

Diese Gleichung beschreibt bei festen τ, β und α eine Kurve in der (x,y)-Ebene. Nach y aufgelöst, ergibt sich

$$y_{1,2} = \frac{\pm\sqrt{(1+\tau)^4 - 4\tau(1+\tau)[1+\tau-\tau\beta(\alpha-\bar{x})]}}{2\tau(1+\tau)U} - \frac{(1+\tau)^2}{2\tau(1+\tau)U}$$

und

$$y_{1,2} = \frac{\bar{x}(1+\bar{x})}{2\tau(1+\tau)(\alpha+\bar{x}^2)}\left\{\pm\sqrt{(1+\tau)^4 - 4\tau(1+\tau)[1+\tau-\tau\beta(\alpha-\bar{x})]} - (1+\tau)^2\right\} \qquad (25)$$

diese letzte ist von ω unabhängig.

Die Gleichung (25) beschreibt die Bifurkationskurve des Systems (20), die nur von α, x, β, τ abhängig ist. Das heißt, eine Bifurkationskurve die außer vom Bifurkationsparameter τ, auch von der Ausgleichsrate der Malat-Konzentration β und der Differenz zwischen äußerer und innerer CO_2-Konzentration abhängt. Dann sind die beiden biologischen Faktoren, welche das Verzweigungs-Verhalten des System (20) verursachen, die Ausgleichsrate der Malat-Konzentration und die CO_2-Konzentrationsdifferenz.

Es wird die Gleichung (25), die die Bifurkationskurve des System (20) beschreibt, diskutiert.

Der maximale Wert der Variablen x ist

$$x_s = \alpha + \frac{(1+\tau)(1-\tau)}{4\beta\tau^2} .$$

Der zugehörige Wert von y ist (26)

$$y_s = \frac{-x_s(1+x_s)(1+\tau)}{2\tau(\alpha+x_s^2)} .$$

Es gilt $x_s > \alpha$, $y_s < 0$ genau dann, wenn

$$4\tau(1+\tau)[1 + \tau - \tau\beta(\alpha-\bar{x})] > (1+\tau)^4$$

d.h., wenn die Differenz zwischen äußerer und innerer CO_2-Konzentration

$$\alpha-\bar{x} > \frac{1+\tau}{\tau\beta} - \frac{(1+\tau)^4}{\tau\beta(4\tau(1+\tau))}$$

$$= \frac{-4(1+\tau)\tau - \beta(1+\tau)^2}{4\beta\tau^2}$$

ist.

Es gibt eine Doppelnullstelle bei $\bar{x} = 0$ und $\bar{x} = -1$, wie Abbildung 8 zeigt.

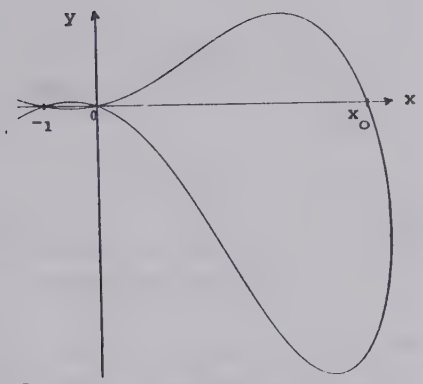


Abb. 8. Bifurkationskurve des Systems ($_{20}$)
(α=5.5,β = 1.5, τ = 1.3)

Aus Abb. 8 kann man ablesen, daß der nichttriviale Schnittpunkt mit der y-Achse bei

$$x_o = \alpha - \frac{1+\tau}{\tau\beta} \qquad (27)$$

liegt.

Da Gleichung (26), die den maximalen Wert der x-Variablen beschreibt, bei fester, äußerer CO_2-Konzentration nur von τ und β abhängig ist, erkennt man den starken Einfluß der Ausgleichsrate der Malat-Konzentration für das stomatäre Verhalten. Die Malat-Konzentration beeinflußt nämlich folgende drei wichtige Faktoren:

a) Die Ionenströme aus den Nebenzellen in die Schließzellen, wie schon auf Seite 118 erklärt ist.
b) den pH-Wert,
c) die Leistung der Ionenpumpe.

Da (27) den nichttrivialen Schnittpunkt der Bifurkationskurve mit der y-Achse darstellt, lassen sich drei Fälle unterscheiden:

Fall I. $x_o > 0 \Leftrightarrow \tau(\varkappa\beta - 1) > 1$, d.h., für $\tau > \frac{1}{\varkappa\beta - 1}$.

Dies ist der biologisch interessante Fall, da hier die Kurve den Quadranten $x > 0$, $y > 0$ trifft.

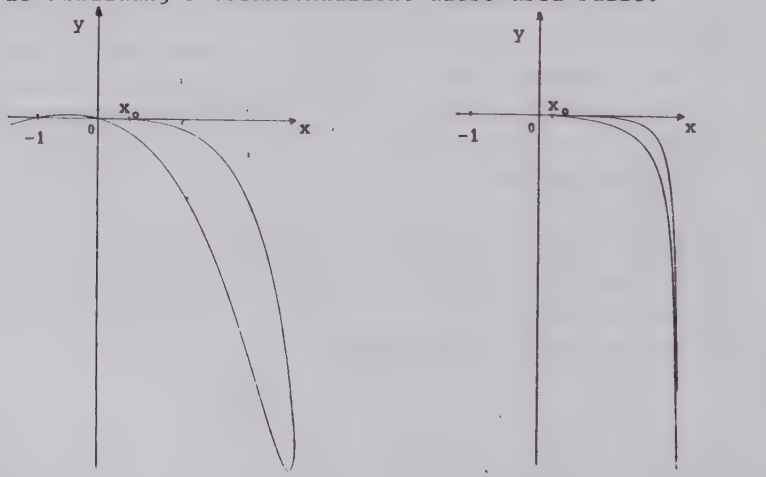
Fall II. $-1 < x_o < 0 \Leftrightarrow -1 < \tau(\varkappa\beta - 1) < 0$.

Daraus lassen sich zwei Spezialfälle diskutieren:

1. $x_o > -1 \Rightarrow \tau(\varkappa\beta - 1) > 0 \Rightarrow \varkappa\beta > 1$. Damit muß, für feste $\varkappa$, $\beta > 1/\varkappa$ sein und die Bedingungen erfüllen können. Dies gilt nicht für den Bereich, der biologisch von Bedeutung ist.
2. $x_o < 0 \Rightarrow \tau < \frac{1}{\varkappa\beta - 1}$, dies ist nicht biologisch interessant.

Fall III. $x_o < -1 \Rightarrow \tau(\varkappa\beta - 1) < 0 \Rightarrow \beta < 1/\varkappa$ sein muß. Dieser Fall ist auch biologisch uninteressant.

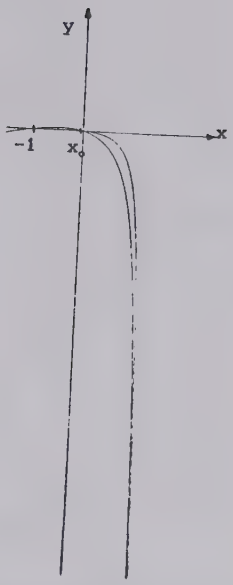
Die Abbildung 9 veranschaulicht diese drei Fälle.



a) $x_o \geq 0$, $\varkappa$=0.85, β= 3, τ=1.89

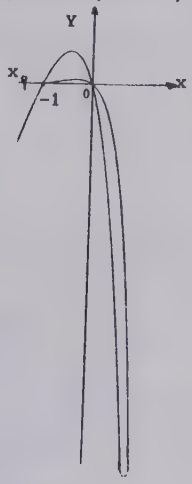
b) $x_o > 0$, $\varkappa$=0.75, β=2.09, τ=2.58

c) $x_o=0$, $\alpha=0.42$, $\beta=1.1$, $\tau=0.5$



d) $x_o=0$, $\alpha=1.05$, $\beta=0.5$, $\tau=1.8$

e) $x_o \in (-1,0)$, $\alpha=1.05$, $\beta=1.1$, $\tau=0.5$



f) $x_o<-1$, $\alpha=1.01$, $\beta=0.95$, $\tau=1.1$

Abb. 9. Nichttrivialer Schnittpunkt ($x_o=A$) der Bifurkationskurve (25).

Hält man in Gleichung (25), die die Bifurkationskurve beschreibt, β und α fest und variiert τ, so ergibt sich bei wachsendem τ eine Verringerung der biologisch relevanten Fläche innerhalb des Bifurkationskurve. Dies veranschaulicht man in Abbildung 10.

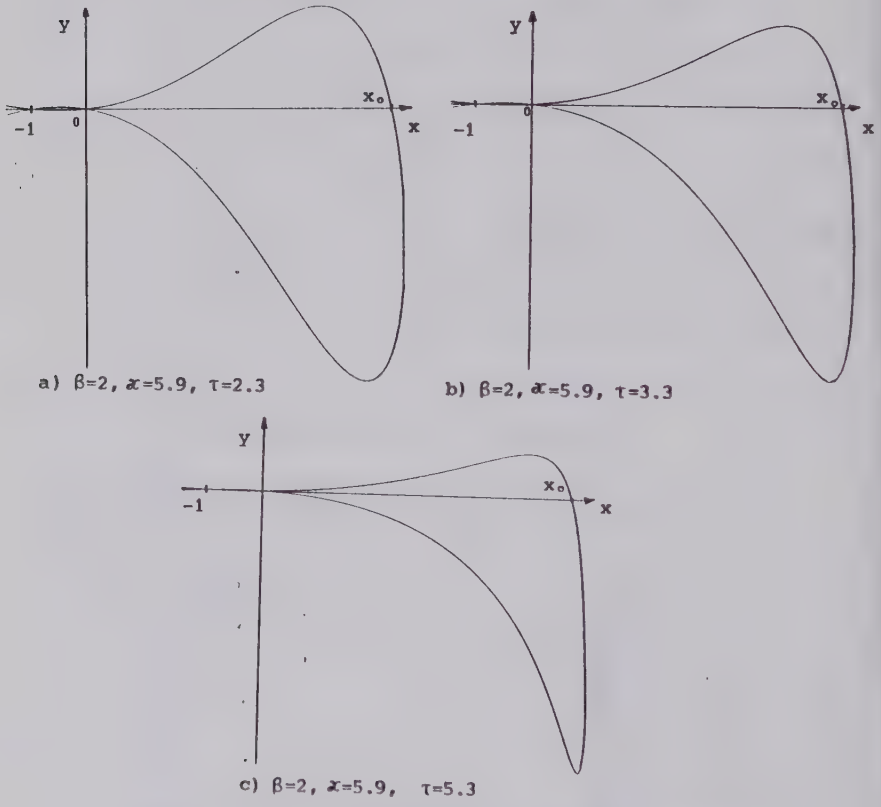
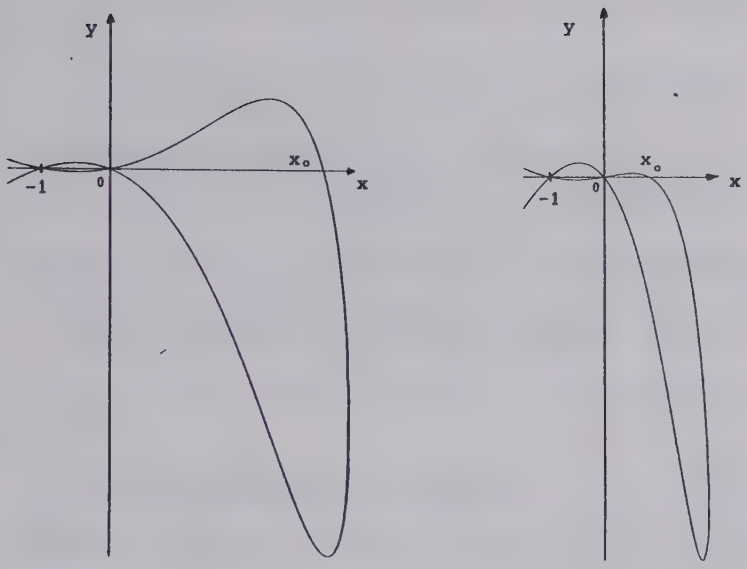


Abb. 10. Flächenverringerung innerhalb der Bifurkationskurve bei wachsendem τ und festen α und β .

Hält man β und τ fest und variiert den Wert α, der der äußeren CO_2-Konzentration entspricht, so verringert sich die biologisch relevante Fläche innerhalb der Bifurkationskurve, wie Abbildung 11 zeigt.



a) β=1.5, α= 3.5, τ=1.9 b) β=1.5, α =1.92, τ=1.9

Abb. 11. Flächenverringerung innerhalb der Bifurkationskurve bei fallendem α-Wert und festen β und τ .

Hält man α, β und τ fest, so kann man den Fall I betrachten. Wenn u und v variiert werden, so verschiebt sich die Gleichgewichtslage und trifft eventuell auf die Bifurkationskurve, wo die Funktionalmatrix an der Stelle des stationären Punktes zwei rein imaginäre Eigenwerte hat. Das heißt, variiert man Licht und Wasserpotential der Pflanze und hält man die äußere CO_2-Konzentration, die Ausgleichsrate der Malat-Konzentration und den Parameter τ fest, so verschiebt sich die Gleichgewichtslage des stomatären Apparates von einem stabilen Zustand mit offener bzw. geschlossener Pore in einen unstabilen Zustand.

Aus (20) mit $\dot{x} = 0$, $\dot{y} = 0$ erhält man

$$\frac{xu}{1+x} = (\alpha-x)y \qquad , \qquad v - y + \beta(\alpha-x) = 0.$$

In der Stabilitätsanalyse wurden bereits die Monotonie-Eigenschaften von x,y in Abhängigkeit von u,v diskutiert.

Mathematisch einfacher ist die Umkehrung. Hält man wieder α, β, τ fest und betrachtet x,y als unabhängige Variablen und u,v nach (10),(11) als abhängige Variablen, so gilt

$$u = (\alpha-x)\frac{1+x}{x} \qquad , \qquad v = y - \beta(\alpha-x) \tag{28}$$

bei festem $x_1 \in (0,x)$ trifft der stationäre Punkt $(\bar{x}_1, \bar{y}_1)$ die Bifurkationskurve, wenn y_1 von 0 nach $+\infty$ läuft. Daher erscheint y_1 als geeigneter Parameter für die Untersuchung der Hopf-Bifurkation.

4.1. Bifurkationsanalyse.

Im zweiten Kapitel wurde die Bifurkation im verbesserten Modell von Delwiche und Cooke diskutiert. Dort wurde auch eine kurzer Überblick über der Hopfbifurkation in Falle n=2 gegeben.

Hier benötigen wir die entsprechenden Aussagen für den Fall $n > 2$, speziell für n=3 (dreidimensionales System).

Die einfachsten Formeln für die Richtung der Bifurkation bei einem N-dimensionales System sind durch die Arbeit von Hsü und Kazarinoff [35] gegeben worden. Später hat Wan [30] die gleichen Formeln auf einem einfacheren Weg bewiesen. Der Beweis stützt sich auf ein Theorem über Zentrumsmannigfaltigkeiten

Hassard und Kazarinoff gehen wie folgt vor:

1. Sie führen eine Transformation der Koordinaten durch, um die Jacobimatrix des Gleichgewichtspunktes in einer reellen kanonischen Gestalt zu erhalten.
2. Sie reduzieren das System auf die Zentrumsmannigfaltigkeit, so daß das System zwei-dimensional wird.
3. Sie verwandeln das sich ergebende System in die Poincaré-Normalform.
4. Sie erzeugen eine Näherung des Systems in Poincaré-Form, um Formeln für μ_2, τ_2, β_2 zu finden.
5. Sie führen die Formeln für μ_2, τ_2 in die reelle Form zurück.

4.2. Berechnung der Hopfbifurkation.

Um die Hopfbifurkation in unserem System (20) zu untersuchen, muß man zuerst die Voraussetzungen des Hopf-Theorems prüfen. Die lauten:

1. $\alpha(\mu=0) = 0 \;,\quad \omega_o \neq 0$ (Schnittbedingung)
2. $\mathrm{Re}\,\alpha'(\mu=0) > 0$ (Transversalitätsbedingung)

Dafür werden ω_o- und $\alpha'(\mu=0)$-Werte mit Hilfe vom charakteristischen Polynom berechnet.

Das charakteristische Polynom unseres System ist

$$P(\lambda) = \left(\frac{u}{(1+\bar{x})^2} + \bar{y} + \lambda\right)(1+\lambda)(1+\tau\lambda) + \beta(\alpha-\bar{x}) = 0, \qquad (29)$$

also

$$\left(\frac{u}{(1+\bar{x})^2} + \bar{y} + \lambda\right)(1+(1+\tau)\lambda+\tau\lambda^2) + \beta(\alpha-\bar{x}) = 0$$

und damit

$$0 = \tau\lambda^3 + [(1+\tau)+\tau(\frac{u}{(1+\bar{x})^2}+\bar{y})]\lambda^2 +$$

$$+ [1+(1+\tau)(\frac{u}{(1+\bar{x})^2}+\bar{y})]\lambda + [\frac{u}{(1+\bar{x})^2}+\bar{y}$$

$$+ \beta(\alpha-\bar{x})].$$

Aber in der Nähe des Gleichgewichts gilt:

$$\frac{u}{(1+\bar{x})^2}+\bar{y} = \frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}$$

und daher

$$P(\lambda,\tau) = \tau\lambda^3 + [(1+\tau)+\tau\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}]\lambda^2$$

$$+[1+(1+\tau)\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}]\lambda + [\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}+\beta(\alpha-x)] = 0. \qquad (30)$$

Gleichzeitig gilt für reine imaginäre Wurzeln $\lambda_{1,2}=\pm i\omega$ und eine reelle Wurzel λ_3

$$P(\lambda(\tau),\tau) = \lambda^3 - \lambda_3\lambda^2 + \omega_0^2\lambda - \omega_0^2\lambda_3 = 0. \qquad (31)$$

Vergleicht man (30) und (31), dann ergibt sich für kritische $\tau = \tau_c$

$$\lambda_3 = -\frac{1}{\tau}[1+\tau+\tau\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}] < 0 := \nu$$

$$\omega_0^2 = \frac{1}{\tau}[1+(1+\tau)\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}] > 0 \qquad (32)$$

$$-\omega_0^2\lambda_3 = \frac{1}{\tau}\left[\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y} + \beta(\alpha-\bar{x})\right] \tag{33}$$

d.h., aus (32) folgt

$$\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y} = \frac{\tau\omega_0^2 - 1}{1+\tau} .$$

Setzt man diesen Beziehung und den λ_3-Wert in (33) ein, so ist

$$\omega_0^2\left[(1+\tau)+\tau\left(\frac{\tau\omega_0^2-1}{1+\tau}\right)\right] = \frac{\tau\omega_0^2-1}{1+\tau} + \beta(\alpha-\bar{x})$$

und

$$\tau_c = \frac{\beta(\alpha-\bar{x}) \pm \sqrt{\beta^2(\alpha-\bar{x})^2 - 4\omega_0^2(1+\omega_0^2)\left[\omega_0^2+1-\beta(\alpha-\bar{x})\right]}}{2\omega_0^2(\omega_0^2+1)} . \tag{34}$$

Hiermit ist τ_c durch ω_0 ausgedrückt. Dann wird ω_0 aus (32) eingesetzt, und man erhält

$$\tau_c = \frac{-\left(\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}+1\right)^2 + \beta(\alpha-\bar{x}) \pm \sqrt{\left(\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}+1\right)^2 - 4\left(\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}\right)\left(\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}+1\right)^2}}{2\left(\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}\right)\left(\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}+1\right)} . \tag{35}$$

Die Größe τ_c als Funktion der Parameter α, β und den Koordinaten des stationären Punktes $(\bar{x},\bar{y})$. Als Funktionen von $\bar{x},\bar{y}$ schreiben sich die imaginären Wurzeln

$$\lambda_{1,2} \quad (\tau=\tau_c) = \pm i\omega = \pm i\left\{\frac{1}{\tau}\left[\left(1+(1+\tau)\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}\right)\right]\right\}^{1/2},$$

sowie die reelle Wurzel

$$\lambda_3(\tau=\tau_c) = -\frac{1}{\tau}\left[(1+\tau)+\tau\left(\frac{\varkappa+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}-\bar{y}\right)\right] < 0 .$$

Das System (20) ändert bei $\tau = \tau_c$ sein Stabilitätsverhalten. Man kann durch die Ableitung von $P(\lambda(\tau),\tau)$ die Werte $\alpha'(\mu=0)$, $\omega'(\mu=0)$ bestimmen.

Aus dem Satz über implizite Funktionen folgt

$$\frac{\partial\lambda}{\partial\tau} = \frac{-\frac{\partial P}{\partial\tau}}{\frac{\partial P}{\partial\lambda}}$$

d.h.

$$\lambda'(\tau) = -\frac{\lambda^3+\left(\frac{\varkappa+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}+1\right)\lambda^2+\left(\frac{\varkappa+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}\right)\lambda}{3\lambda^2\tau+2\lambda\left[(1+\tau)+\tau\left(\frac{\varkappa+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}\right)\right]+\left[1+(1+\tau)\left(\frac{\varkappa+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}\right)\right]} \quad (36)$$

Gesetzt den Fall, daß es für $\tau=\tau_c$ rein imaginäre Eigenwerte gibt, setzt man $\lambda=i\omega_0$ und

$$\frac{\varkappa+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y} = \frac{\tau\omega_0^2-1}{1+\tau}$$

in (36) ein, so daß

$$\lambda'(\tau_c) = \frac{i\omega_0^3+\left(1+\frac{\tau\omega_0^2-1}{1+\tau}\right)\omega_0^2-i\omega_0\left(\frac{\tau\omega_0^2-1}{1+\tau}\right)}{-3\tau\omega_0^2+2i\left[(1+\tau)+\tau\frac{\tau\omega_0^2-1}{1+\tau}\right]\omega_0+[\tau\omega_0^2]}$$

und

$$\lambda'(\tau_c) = \frac{(\omega_0^2+1)\{-[(1+\tau)+\tau^2(1-\tau\omega_0^2)]+i[\tau^3\omega_0(1+\tau)]}{2[\tau\omega_0^2(1+\tau)^2+(1+\tau+\tau^2+\tau^2\omega_0^2)^2]}, \qquad (37)$$

damit ist

$$\alpha'(\mu=0)=\mathrm{Re}\,\lambda'(\tau_c)\Rightarrow \alpha'(\mu=0)=-\frac{(\omega_0^2+1)[1+\tau+\tau^2(1-\tau\omega_0^2)]}{2[\tau^2\omega_0^2(1+\tau)^2+(1+\tau+\tau^2+\tau^2\omega_0^2)^2]}<0$$

und (38)

$$\omega'(\mu=0)=\mathrm{Im}\,\lambda'(\tau_c)\Rightarrow\omega'(\mu=0)=\frac{(\omega_0^2+1)^2\tau^3\omega_0}{2[\tau^2\omega_0^2(1+\tau)^2+(1+\tau+\tau^2+\tau^2\omega_0^2)^2]}\neq 0$$

womit die Voraussetzungen des Hopf-Theorems erfüllt sind.

Bis jetzt hat man berechnet: Die Hopfbifurkationskurve; die Bedingungen, um eine Hopfbifurkation zu haben, und die Voraussetzungen des Hopf-Theorems. Es ist noch die Richtung der Hopfbifurkation zu berechnen.

Um die Richtung der Hopfbifurkation zu berechnen, wendet man die Formeln von Hsü und Kazarinoff [35] an.

4.3. Die Richtung der Hopfbifurkation.

1. Entwicklung des Systems (20) um die Gleichgewichtslage.

Transformiert man das System (20), d.h.,

$$\dot{x} = -\frac{ux}{1+x}+(\alpha-x)y\ ,\ \dot{y}=v-y+\beta(\alpha-x)\ ,\ \tau\dot{z}=x-z\ ,$$

so daß der Gleichgewichtspunkt in den Nullpunkt übergeht

$$x = \bar{x} + \xi \quad , \quad y = \bar{y} + \eta \quad , \quad z = \bar{z} + \zeta$$

mit beliebigen ξ,η,ζ. Es ergibt sich

$$\begin{bmatrix} \dot{\xi} \\ \dot{\eta} \\ \dot{\zeta} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \dfrac{\bar{x}u}{1+\bar{x}} - \dfrac{(\bar{x}+\xi)u}{1+\bar{x}+\xi} + (\varkappa-\bar{x})\eta - \xi\eta - \xi\bar{y} \\ -\eta - \beta\xi \\ \dfrac{1}{\tau}(\xi-\eta) \end{bmatrix} .$$

Obgleich der folgende Schluß elementar ist, wird er im Detail durchgeführt. Da

$$\frac{\bar{x}u}{1+\bar{x}} - \frac{(\bar{x}+\xi)u}{1+\bar{x}+\xi} = -\frac{\xi u}{1+\bar{x}} \cdot \frac{1}{1+\bar{x}+\xi}$$

ist und

$$\sum_{\nu=0}^{\infty} \frac{(-\xi)^{\nu}}{(1+\bar{x})^{\nu}} = \frac{1}{1 - \dfrac{-\xi}{(1+\bar{x})}} ,$$

eine geometrische Reihe ist, erhalten wir

$$\frac{\bar{x}u}{1+\bar{x}} - \frac{(\bar{x}+\xi)u}{1+\bar{x}+\xi} = -\frac{\xi u}{(1+\bar{x})^2}\left[\frac{1}{1 - \dfrac{-\xi}{1+\bar{x}}}\right]$$

$$= -\frac{\xi u}{(1+\bar{x})^2}\left[1 - \frac{\xi}{1+\bar{x}} \sum_{\nu=0}^{\infty} \frac{(-\xi)^{\nu}}{(1+\bar{x})^{\nu}}\right]$$

$$= -\frac{\xi u}{(1+\bar{x})^2}\left[1 - \frac{\xi}{1+\bar{x}+\xi}\right].$$

Man sammelt die linearen Terme und schreibt wieder x,y,z statt ξ, η, ζ, so daß

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \\ \dot{z} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\frac{u(\varkappa+\bar{x}^2)}{(1+\bar{x})^2(\varkappa-\bar{x})} & , & \varkappa-\bar{x} & , & 0 \\ 0 & , & -1 & , & -\beta \\ 1/\tau & , & 0 & , & -1/\tau \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \frac{ux^2}{(1+\bar{x})^2(1+\bar{x}+x)} - xy \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

ein autonomes System von gewöhnlichen Differentialgleichungen in $x,y,z \in \mathbb{R}$ ist.

Dies System ist zu dem vorigen äquivalent.

Es wird die Matrix mit

$$T = \begin{pmatrix} -A & , & B & , & 0 \\ 0 & , & -1 & , & -\beta \\ 1/\tau & , & 0 & , & -1/\tau \end{pmatrix}$$

bezeichnet und die Nichtlinearität mit

$$f\begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{cx^2}{d+x} - xy \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix},$$

wobei

$$A =: \frac{u(\varkappa+\bar{x}^2)}{(1+\bar{x})^2(\varkappa-\bar{x})} = \frac{c(\varkappa+\bar{x}^2)}{(\varkappa-\bar{x})} > 0$$

$$c =: \frac{u}{(1+\bar{x})^2} = \frac{u}{d^2} > 0$$

$$d =: 1+\bar{x} > 0$$

$$B =: \alpha-\bar{x} > 0$$

$$\tau > 0$$

$$\beta > 0$$

sind.

Das um die Gleichgewichtslage entwickelte System hat mit den neuen Bezeichnungen die Form

$$\begin{pmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \\ \dot{z} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -A & , B & , 0 \\ 0 & , -1 & , -\beta \\ 1/\tau & , 0 & , -\frac{1}{\tau} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \frac{cx^2}{d+x} - xy \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} = T \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} + f \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} . \quad (39)$$

Für sehr kleines $\tau > 0$ gibt es einen reellen Eigenwert $\lambda_3 = -\nu \approx -\infty$ und weiterhin zwei reelle Eigenwerte $\lambda_1, \lambda_2 < 0$, wird τ vergrößert, so laufen die beiden Eigenwerte zusammen und dann ins Komplexe, und λ_3 bleibt eine kleine negative Zahl, also $\lambda_{1,2} = \alpha + i\omega$, $\omega \geq 0$ und $\lambda_3 = -\nu$, $\nu \approx \infty$.

2. Reduktion der Jacobimatrix zu einer reellen kanonischen Form.

Satz

Sei T die Jacobimatrix, welche dem linearen Teil des

Systems (39) entspricht, und

$$T_1 = \begin{pmatrix} \alpha & , & \omega & , & 0 \\ \omega & , & \alpha & , & 0 \\ 0 & , & 0 & , & -\nu \end{pmatrix}$$

die Matrix der Poincaréschen Normalform. Dann gibt es eine Transformationsmatrix

$$P = \begin{pmatrix} 1 & , & 0 & , & 1 \\ \frac{A+\alpha}{B} & , & \frac{\omega}{B} & , & \frac{A-\nu}{B} \\ \frac{1+\alpha\tau}{(1+\alpha\tau)^2+\omega^2\tau^2} & , & \frac{-\omega\tau}{(1+\alpha\tau)^2+\omega^2\tau^2} & , & \frac{1}{1-\nu\tau} \end{pmatrix},$$

welche die Jacobimatrix T in die reelle kanonische Form T_1 reduziert. Das heißt, $P^{-1}TP = T_1$.

Beweis

Gesucht ist die Transformation P, die durch folgende Gleichung

$$P^{-1}T\,P = T_1$$

T in T_1 reduziert. Man hat also $TP = PT_1$.

Hier macht man folgenden Ansatz: P = (u,v,r), dabei ist u+iv der Eigenvektor zu $\alpha+i\omega$, so daß

$$T(u+iv) = (\alpha+i\omega)(u+iv)$$

und

$$Tu + iTv = (\alpha u-\omega v) + i(\alpha v+\omega u)$$

ist, und

$$Tr = -\nu r ,$$

wodurch

$$T(u,v,r) = (\alpha u-\omega v,\ \alpha u+\omega v,\ -\nu r)$$

ist, d.h.

$$T(u,v,r) = \begin{pmatrix} \alpha u_1-\omega v_1, & \alpha u_1+\omega v_1, & -\nu r_1 \\ \alpha u_2-\omega v_2, & \alpha u_2+\omega v_2, & -\nu r_2 \\ \alpha u_3-\omega v_3, & \alpha u_3+\omega v_3, & -\nu r_3 \end{pmatrix} .$$

Andererseits gilt

$$\begin{pmatrix} u_1, & v_1, & r_1 \\ u_2, & v_2, & r_2 \\ u_3, & v_3, & r_3 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \alpha , & \omega , & 0 \\ -\omega, & \alpha , & 0 \\ 0, & 0 , & -\nu \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha u_1-\omega v_1, & \alpha u_1+\omega v_1, & -\nu r_1 \\ \alpha u_2-\omega v_1, & \alpha u_1+\omega v_2, & -\nu r_2 \\ \alpha u_3-\omega v_3, & \alpha u_3+\omega v_3, & -\nu r_3 \end{pmatrix} .$$

Also wurde P gefunden.

Aus dem konkreten Fall, wo

$$T = \begin{pmatrix} -A , & B , & 0 \\ 0 , & -1 , & -\beta \\ \frac{1}{\tau} , & 0 , & -\frac{1}{\tau} \end{pmatrix} \quad \text{und} \quad T \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \lambda \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix}$$

folgt

$$-Ax + By = \lambda x$$

$$-y - \beta z = \lambda y$$

$$\frac{1}{\tau} x - \frac{1}{\tau} z = \lambda z .$$

Setzt man z.B. x=1, dann ist

$$By = A + \lambda \quad , \quad \frac{1}{\tau} = (\lambda + \frac{1}{\tau}) z$$

und es gilt

$$y = \frac{A+\lambda}{B} \quad , \quad z = \frac{1}{1+\lambda\tau}$$

falls x=1 ist.

Also, der Eigenvektor zu λ ist

$$\begin{pmatrix} 1 \\ \frac{A+\lambda}{B} \\ \frac{1}{1+\lambda\tau} \end{pmatrix} .$$

Da $\lambda = \alpha+i\omega$ folgt

$$\frac{1}{(1+\alpha\tau) + i\omega\tau} = \frac{(1+\alpha\tau) - i\omega\tau}{(1+\alpha\tau)(1+\alpha\tau) + \tau^2\omega^2} = z$$

und

$$y = \frac{A+\alpha+i\omega}{B} ,$$

daher ist

$$u+iv \doteq \begin{pmatrix} 1 \\ \dfrac{A+\alpha+i\omega}{B} \\ \dfrac{(1+\alpha\tau)-i\omega}{(1+\alpha\tau)^2+\tau^2\omega^2} \end{pmatrix}.$$

Andererseits gilt

$$Tr = -\nu r \Rightarrow \begin{pmatrix} -A & , & B & , & 0 \\ 0 & , & -1 & , & -\beta \\ \dfrac{1}{\tau} & , & 0 & , & -\dfrac{1}{\tau} \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} r_1 \\ r_2 \\ r_3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\nu r_1 \\ -\nu r_2 \\ -\nu r_3 \end{pmatrix}.$$

Setzt man z.B. $r_1=1$, dann ist

$$-A + Br_2 = -\nu \Rightarrow r_2 = \frac{A-\nu}{B}$$

$$\frac{1}{\tau} - \frac{1}{\tau} r_3 = -r_3 \Rightarrow r_3 = \frac{1}{1-\nu\tau},$$

daraus folgt

$$P = \begin{pmatrix} 1 & , & 0 & , & 1 \\ \dfrac{A+\alpha}{B} & , & \dfrac{\omega}{B} & , & \dfrac{A-\nu}{B} \\ \dfrac{1+\alpha\tau}{(1+\alpha\tau)^2+\tau^2\omega^2} & , & \dfrac{-\omega\tau}{(1+\alpha\tau)^2+\tau^2\omega^2} & , & \dfrac{1}{1-\nu\tau} \end{pmatrix}.$$

3. Umformung der Systemkoordinaten durch die P-Matrix

Es wird q bestimmt, so daß $Pq = e_1$ ist, d.h.,

$$\begin{pmatrix} 1 & 0 & 1 \\ \frac{A+\alpha}{B} & \frac{\omega}{B} & \frac{A-\nu}{B} \\ \frac{1+\alpha\tau}{N} & \frac{-\omega\tau}{N} & \frac{1}{1-\nu\tau} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

mit $N=(1+\alpha\tau)^2+\tau^2\omega^2$, daraus folgt

a) $x + z = 1$

b) $\frac{(A+\alpha)x}{B} + \frac{\omega}{B}y + \frac{(A-\nu)}{B}z = 0$

c) $\frac{(1+\alpha\tau)x}{N} - \frac{\omega\tau}{N}y + \frac{1}{1-\nu\tau}z = 0$

Setzt man $z=1-x$ in b) ein und löst nach y auf, so gilt

$$y = -\frac{1}{\omega}[(A+\alpha)x + (A-\nu)(1-x)] = -\frac{1}{\omega}[(\alpha+\nu)x + (A-\nu)].$$

Setzt man den y-Wert in c) ein, so folgt

$$x = -\frac{(A-\nu)(1-\nu\tau) + N}{(1+2\alpha\tau+\nu\tau)(1-\nu\tau) - N}.$$

Da an der Stelle der Bifurkation $\alpha = 0$ ist, so ist

$$N = 1 + \tau^2\omega^2$$

$$x = -\frac{(A-\nu)(1-\nu\tau) + N}{(1+\nu\tau)(1-\nu\tau) - N}, \quad y = -\frac{1}{\omega}[\nu x + A - \nu].$$

Das System (39) mit der Form

$$\dot{X} = T_1 X + P^{-1} \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} f(X)$$

geht über in die Form

$$\dot{X} = T_1 X + P^{-1} \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix} f(PX).$$

Man setzt

$$q = P^{-1} \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

an der Stelle der Bifurkation ein, so daß

$$\dot{q} = \begin{pmatrix} q_1 \\ q_2 \\ q_3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\dfrac{\tau(A-\nu)(1-\nu\tau) + N}{(1+\nu\tau)(1-\nu\tau) - N} \\ q_2 \\ q_3 \end{pmatrix}$$

ist.

Durch Vergleich der Spuren von T und T_1 folgt

$$(A-\nu) = -\frac{1}{\tau}(1+\tau)$$

$$(1-\nu\tau) = -\tau(A+1)$$

$$(1-\nu^2\tau^2) = -(A+1)(1+\nu\tau).$$

Aus der Formel (23) folgt

$$1 - \tau\omega^2 = A(1+\tau)$$

$$1 + \tau^2\omega^2 = (1+\tau)(1-\tau A) = N.$$

Damit ist

$$q = \begin{pmatrix} \dfrac{(1+\tau)^2}{\tau(1+A) + (1+\tau)^2} \\ q_2 \\ q_3 \end{pmatrix}, \quad f\begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = \frac{cx^2}{d+x} - xy, \quad X = \begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix}.$$

Aus

$$\begin{pmatrix} x \\ y \\ z \end{pmatrix} = P \begin{pmatrix} \tilde{x} \\ \tilde{y} \\ \tilde{z} \end{pmatrix}$$

folgt

$$x = \tilde{x} + \tilde{z}$$

$$y = \frac{A+\alpha}{B}\tilde{x} + \frac{\omega}{B}\tilde{y} + \frac{A-\nu}{B}\tilde{z},$$

damit ist der nichtlineare Teil des System

$$f\begin{pmatrix} \tilde{x} \\ \tilde{y} \\ \tilde{z} \end{pmatrix} = \frac{c(\tilde{x}+\tilde{z})^2}{d+\tilde{x}+\tilde{z}} - \frac{\tilde{x}+\tilde{z}}{B}[(A+\alpha)\tilde{x}+\omega\tilde{y}+(A-\nu)\tilde{z}] \qquad (40)$$

Für dieses neue System, dessen Jacobimatrix T_1 und dessen kritischer Wert des Bifurkationsparameters $\mu=0$ ist, liegt die isolierte Gleichgewichtslage im Nullpunkt.

Man führt eine komplexe Variable ein,

$$z = \tilde{x} + i\tilde{y} \quad , \quad \bar{z} = \tilde{x} - i\tilde{y} \quad , \quad w = \tilde{z} ,$$

damit ist

$$\tilde{x} = \frac{z + \bar{z}}{2} \quad , \quad \tilde{y} = - \frac{i(z-\bar{z})}{2} \quad , \quad \tilde{z} = w .$$

Setzt man dies in (40) ein, so erhält man

$$f\begin{pmatrix} z \\ \bar{z} \\ w \end{pmatrix} = \frac{c\left(\frac{z+\bar{z}}{2} + w\right)^2}{d + \frac{z+\bar{z}}{2} + w} - \frac{\frac{z+\bar{z}}{2} + w}{B} \cdot \left((A+\alpha)\frac{z+\bar{z}}{2} + (A-\nu)w - \frac{i\omega}{2}(z-\bar{z}) \right) \quad (41)$$

4. Lösung des Systems in der Poincaré-Form.

Nach Hsü und Kazarinoff [35] wird die Richtung der Bifurkation durch das Vorzeichnen der Größe μ_2 bestimmt, wo

$$\mu_2 = - \frac{\operatorname{Re} c_1(0)}{\alpha'(\mu=0)} \quad (42)$$

ist, mit

$$c_1(0) = \frac{i}{2\omega}\left(g_{20}g_{11} - 2g_{11}\bar{g}_{11} - \frac{g_{02}\bar{g}_{02}}{3} \right) + \frac{g_{21}}{2} . \quad (43)$$

Dabei sind die g_{nm} wie folgt definiert.

Sei

$$G(z, \bar{z}, w) = \chi f\begin{pmatrix} z \\ \bar{z} \\ w \end{pmatrix} - (\alpha + i\omega) z$$

wobei

$$X = q_1 + iq_2$$

$$g_{nm} = G_{nm} = \left(\frac{\partial}{\partial z}\right)^n \left(\frac{\partial}{\partial \bar{z}}\right)^m G(z, \bar{z}, w) \Big|_{(0,0,0;\mu)}$$

ist, d.h.

$$g_{20} = G_{20}\,, \qquad g_{11} = G_{11}\,, \qquad g_{02} = G_{02}$$

$$g_{21} = G_{21} + 2G^1_{10}W_{11} + G^1_{01}W_{20}\,,$$

wobei

$$G^1_{nm} = \left(\frac{\partial g_{nm}}{\partial w_1}, \frac{\partial g_{nm}}{\partial w_2}, \ldots, \frac{\partial g_{nm}}{\partial w_{n-2}}\right) \Big|_{(0,0,0;\mu)}$$

ist.

Um g_{nm} zu berechnen, braucht man

$$f_z = f_{\tilde{x}} \cdot \tfrac{1}{2} + f_{\tilde{y}}(-\tfrac{i}{2}) \,, \qquad f_{\bar{z}} = f_{\tilde{x}} \cdot \tfrac{1}{2} + f_{\tilde{y}}(\tfrac{i}{2})$$

$$f_{zz} = f_{z\tilde{x}} \cdot \tfrac{1}{2} + f_{z\tilde{y}}(-\tfrac{i}{2}) \,, \qquad f_{z\bar{z}} = f_{z\tilde{x}} \cdot \tfrac{1}{2} + f_{z\tilde{y}}(-\tfrac{i}{2}) \quad (44)$$

$$f_{z\bar{z}} = f_{z\tilde{x}} \cdot \tfrac{1}{2} + f_{z\tilde{y}}(\tfrac{i}{2}) \,, \qquad f_{zz\bar{z}} = f_{zz\tilde{x}} \cdot \tfrac{1}{2} + f_{zz\tilde{y}}(\tfrac{i}{2}) \,.$$

Sei $\tilde{x} + z = u$, damit ist

$$\left(\frac{cu^2}{d+u}\right)_u = \frac{cu(2d+u)}{(d+u)^2} \quad ; \quad \left(\frac{cu^2}{d+u}\right)_{uu} = \frac{2cd^2}{(d+u)^3}$$

und

$$f_{\tilde{x}} = \frac{c(\tilde{x}+\tilde{z})(2d+\tilde{x}+\tilde{z})}{(d+\tilde{x}+\tilde{z})^2} - \frac{1}{B}[2(A+\alpha)\tilde{x}+(2A+\alpha-\nu)\tilde{z} + \omega\tilde{y}]$$

$$f_{\tilde{y}} = -\frac{(\tilde{x}+\tilde{z})}{B} ,$$

wo die Ableitungen in (43) ausgewertet werden an der Stelle $z = \tilde{z} = w = 0$ und $\alpha = 0$, so daß

$$f_{zz} = \frac{c}{2d} - \frac{A}{2B} + \frac{\omega}{2B}i \quad , \quad f_{z\bar{z}} = \frac{c}{2d} - \frac{A}{2B}$$

$$f_{\bar{z}\bar{z}} = \frac{c}{2d} - \frac{A}{2B} - \frac{\omega}{2B}i \qquad f_{zzz} = -\frac{3c}{4d^2} \qquad (45)$$

$$f_{zw} = \frac{c}{d} - \frac{2A-\nu}{2B} + \frac{\omega}{2B}i \quad , \quad f_{\bar{z}w} = \frac{c}{d} - \frac{2A-\nu}{2B} - \frac{\omega}{2B}i .$$

Da

$$g_{20} = \chi f_{zz} \quad , \quad g_{21} = \chi f_{zz\bar{z}} + 2\chi f_{zw}\frac{1}{\nu}q_3 f_{z\bar{z}} + \chi f_{\bar{z}w}\frac{\nu-2i\omega}{\nu^2+4\omega^2}q_3 f_{zz}$$

$$g_{11} = \chi f_{z\bar{z}} \quad , \quad H_{20} = q_3 f_{zz}$$

$$\bar{g}_{11} = \chi \bar{f}_{z\bar{z}} \quad , \quad H_{11} = q_3 f_{z\bar{z}} \qquad (46)$$

$$g_{02} = \chi f_{\bar{z}\bar{z}} \quad , \quad H_{02} = q_3 f_{\bar{z}\bar{z}}$$

$$W_{20} = (2\lambda-\nu)^{-1}H_{20} = \frac{(\nu-2i\omega)}{\nu^2+4\omega^2}\, q_3 f_{zz}$$

$$W_{11} = (2\lambda-\nu)^{-1}H_{11} = \frac{1}{\nu}\, q_3 f_{z\bar{z}}$$

sind, folgt aus der Gleichung (43) und (46)

$$c_1(0) = \frac{i}{2\omega}\left[g_{20}g_{11}-2g_{11}\bar{g}_{11}-\frac{g_{02}\bar{g}_{02}}{3}\right] + \frac{g_{21}}{2}$$

$$= \frac{i}{2\omega}\left(\chi^2 f_{zz}f_{z\bar{z}} - 2\chi\bar{\chi}f_{z\bar{z}}\bar{f}_{z\bar{z}} - \frac{\chi\bar{\chi}}{3} f_{zz}\bar{f}_{\bar{z}\bar{z}}\right)$$

$$+ \frac{1}{2}\left(\chi f_{zz\bar{z}} + \frac{2\chi}{\nu}f_{zw}q_3 f_{z\bar{z}} + \frac{\chi(\nu-2i\omega)}{\nu^2+2\omega^2}q_3 f_{\bar{z}w}f_{zz}\right).$$

Sei $E = (c/d)-(A/B)$ die neue Bezeichnung mit $E > 0$, falls $\varkappa > x+1$ ist. Damit ist

$$c_1(0) = \frac{i}{2\omega}\Big((q_1^2-q_2^2+2iq_1q_2)(\tfrac{1}{2}E + \tfrac{\omega i}{2B})\tfrac{1}{2}E$$

$$- (q_1^2+q_2^2)\frac{E^2}{2} - \frac{1}{3}(q_1^2+q_2^2)(\tfrac{1}{2}E - i\tfrac{\omega}{2B})(\tfrac{1}{2}E+i\tfrac{\omega}{2B})\Big)$$

$$+ \frac{1}{2}\Big((q_1+iq_2)(-\frac{3c}{4d^2}) + \frac{1}{\nu}(q_1+iq_2)q_3(E+\frac{\nu+i\omega}{2B})E$$

$$+ \frac{1}{\nu^2+4\omega^2}(q_1+iq_2)(\nu-2i\omega)q_3(E+\frac{\nu-i\omega}{2B})(\tfrac{1}{2}E+\frac{i\omega}{2B})\Big).$$

Man nimmt den reellen Teil von $c_1(0)$

$$\text{Re } c_1(0) = \frac{1}{8B}E(q_2^2 - q_1^2) - \frac{1}{4\omega}E^2 q_1 q_2 - \frac{3c}{8d^2}q_1 + \frac{E^2}{2\nu}q_1 q_3$$

$$+ \frac{E}{4B}q_1 q_3 - \frac{E\omega}{4B\nu}q_2 q_3 + \frac{q_1 q_2}{4(\nu^2+4\omega^2)}\left(E^2\right.$$

$$\left. + \frac{(\nu^2+2\omega^2)}{2B}E + \frac{3\omega^2\nu}{2B^2}\right) + \frac{q_2 q_3}{4(\nu^2+4\omega^2)}\left(2E^2\omega\right.$$

$$\left. + \frac{E\nu\omega}{2B} + \frac{\omega^3}{B^2} - \frac{\omega\nu^2}{2B^2}\right)$$

und setzt dort folgenden Ansatz ein:

$$q_1 = q_1 \;,\quad q_3 = 1 - q_1 \;,\quad q_2 = -\frac{1}{\omega}(\nu q_1 + A - \nu)$$

damit ergibt sich

$$\text{Re } c_1(0) = \frac{Eq_1^2}{8B} + \frac{E(A-\nu+\nu q_1)^2}{8B\omega^2} + \frac{E^2 q_1(A-\nu+\nu q_1)}{4\omega^2} - \frac{3cq_1}{8d^2}$$

$$+ \frac{Eq_1(1-q_1)\left(E+\frac{\nu}{2B}\right)}{2\nu} + \frac{E(1-q_1)(A-\nu+\nu q_1)}{4B\nu}$$

$$+ \frac{q_1(1-q_1)}{2(\nu^2+4\omega^2)}\left(\frac{E^2\nu}{2} + \frac{(\nu^2+\omega^2)E}{4B} + \frac{3\omega^2\nu}{4B^2}\right)$$

$$+ \frac{(1-q_1)(A-\nu+\nu q_1)}{2(\nu^2+4\omega^2)}\left(E^2 + \frac{E\nu}{4B} + \frac{\omega^2}{2B^2} - \frac{\nu^2}{4B^2}\right)$$

so wird das Vorzeichen der Bifurkation durch μ_2 bestimmt, wobei

$$\mu_2 = -\frac{\mathrm{Re}\, c_1(0)}{\alpha'(0)}\,,\quad \alpha'(0) = -\frac{(\omega^2+1)\,[(1+\tau)+\tau^2(1-\tau\omega^2)]}{2[\tau^2\omega^2(1+\tau)^2+(1+\tau+\tau^2+\tau^2\omega^2)^2]}\,,$$

also

$$\mu_2 = \frac{2[\tau^2\omega^2(1+\tau)^2+(1+\tau+\tau^2+\tau^2\omega^2)^2]}{(\omega^2+1)\,[(1+\tau)+\tau^2(1-\tau\omega^2)]}\left(-\frac{Eq_1^2}{8B}+\frac{E(A-\nu+\nu q_1)^2}{8B\omega^2}\right.$$

$$-\frac{3cq_1}{8d^2}+\frac{E}{2\nu}q_1(1-q_1)\left(E+\frac{\nu}{2B}\right)+\frac{E(1-q_1)(A-\nu+\nu q_1)}{4B\nu}$$

$$+\frac{q_1(1-q_1)}{2(\nu^2+4\omega^2)}\cdot\left(\frac{E^2\nu}{2}+\frac{(\nu^2+\omega^2)E}{4B}+\frac{3\omega^2\nu}{4B^2}\right)+\frac{E^2q_1(A-\nu+\nu q_1)}{4\omega^2} \qquad (47)$$

$$\left.+\frac{(1-q_1)(A-\nu+\nu q_1)}{2(\nu^2+4\omega^2)}\cdot\left(E^2+\frac{E\nu}{4B}+\frac{\omega^2}{2B^2}-\frac{\nu^2}{4B^2}\right)\right).$$

Durch (47) ist μ_2 mittelbar als Funktion von x und y gegeben. In jedem Punkt der (x,y)-Ebene bezeichnet also μ_2 die Richtung der Bifurkation, falls der stationäre Punkt bei der Bifurkation in (x,y) liegt und y als Bifurkationsparameter gewählt wird.

Dann trennt die eingezeichnete Kurve $\mu_2(x,y)=0$ die Bereiche der Vorwärts- und Rückwärtsbifurkation. Der Verlauf der Kurve $\mu_2=0$ ist so kompliziert, daß sich kaum allgemeine Aussagen machen lassen.

In Abbildung 12 wird die Richtung der Bifurkation veranschaulicht.

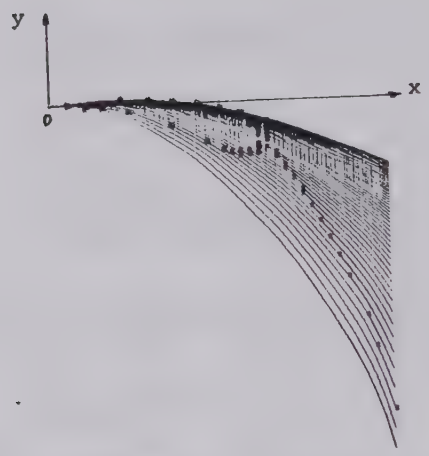


Abb. 12. Phasenebene mit Richtung der Bifurkation.
(*→μ=0, α=2, β=1, μ_2 zuerst negativ, τ=1)

Wie in Abbildung 12 erkennbar ist, ist das Vorzeichen von μ_2 zuerst negativ, es wird dann längs der Bifurkationskurve positiv und außerhalb wieder negativ.

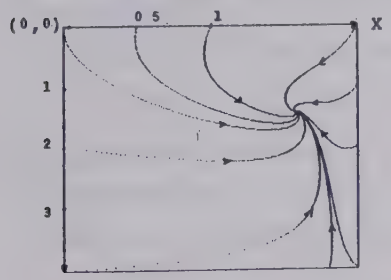
4.4 Numerische Untersuchung des Systems (20).

Im folgenden werden für das dreidimensionale System (20) für verschiedene Parameterwerte im Phasenraum Trajektorien berechnet. Dabei wird stets nur die Projektion auf die (x,y)-Ebene dargestellt. Die Abbildungen sind also nicht Phasenbilder eines zweidimensionalen Systems.

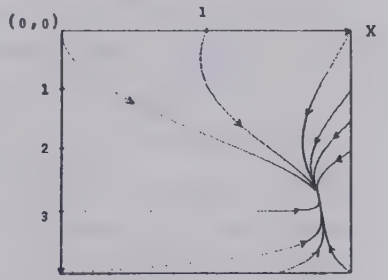
Für kleine Verzögerungen, d.h., kleine τ, ergeben sich jedoch kaum Überschneidungen der projizierten Trajektorien. Die stationären Punkte erscheinen als stationäre

Punkte eines zweidimensionales Vektorfeldes mit jeweils einer zusätzliche Dimension, die zur stabilen Mannigfaltigkeit gehört. Wir belegen daher diese stationären Punkte mit den üblichen Namen Knoten, Vortex, usw.

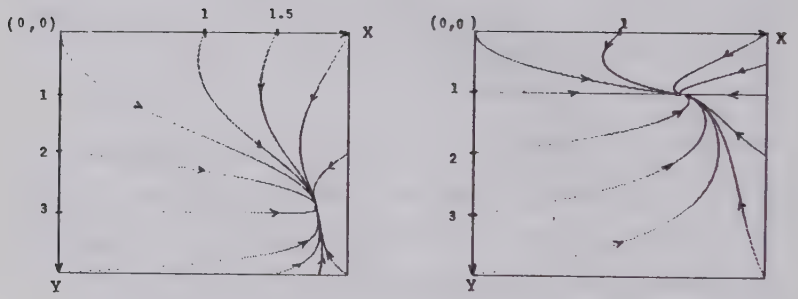
Das System (20) besitzt, wie schon in der Stabilitätsanalyse diskutiert worden ist, drei Gleichgewichtspunkte. Von diesen drei Gleichgewichtspunkten liegt nur einer in dem Bereich, der biologisch interessant ist. Dieser interessante Gleichgewichtspunkt (x_1,y_1) ist, wie man in Abb. 13 veranschaulichen kann, ein stabiler Knoten. Die Lage des stabilen Knotens verändert sich bei Veränderung des τ-Wertes, so daß bei festen α, β, u, v und veränderlichem τ der (x_1,y_1)-Punkt bis zu einem bestimmten τ_o nach rechts und geringfügig nach oben sich verschiebt, danach verschiebt er nach unten.



a) τ=2, $x\in(0,2)$, $y\in(0,4)$, α=2
β=1, u=1, v=1



b) τ=10, $x\in(0,2)$, $y\in(0,4)$, α=2
β=1, u=1, v=1

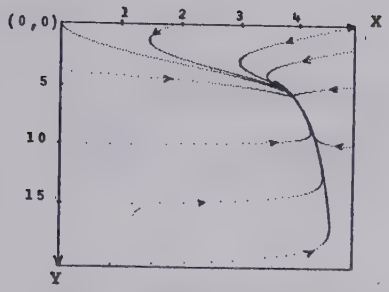


c) τ =20, $x\varepsilon(0,2)$ y $\varepsilon(0,4)$, α=2
β = 1, u=1, v=1

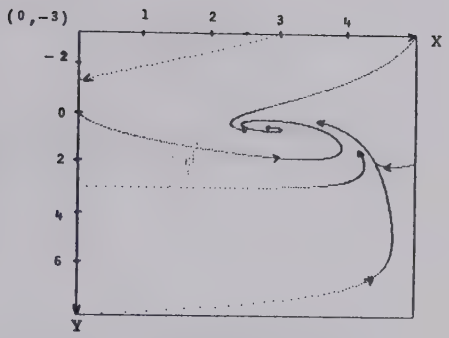
d) τ =100, $x\varepsilon(0,2)$, $y\varepsilon(0,4)$, α=2
β =1, u=1, v=1

Abb. 13. Phasenebene des Systems (20) bei festen α, β, u, v und veränderlichem τ. Biologische Bedingungen: niedrige Lichtintensität, mittelmässiges Wasserpotential, niedrige äußere CO_2-Konzentration.

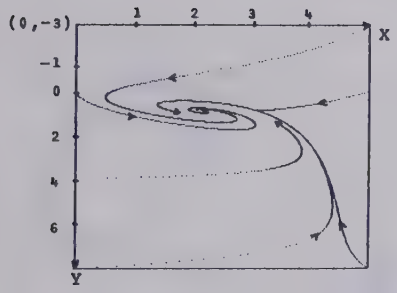
Bei einem Wasserpotential größer als Null und einer niedrigen Lichtintensität, bleibt der Gleichgewichtspunkt ein stabiler Knoten. Sobald das Wasserpotential sich verringert, verändert sich bei festem τ-Wert der Typ des Gleichgewichtspunktes. Aus einem stabilen Knoten ergibt sich ein stabiler Strudel, der sich zu einem stabilen limit cycle entwickelt, wie Abb. 14 und 15 veranschaulichen.



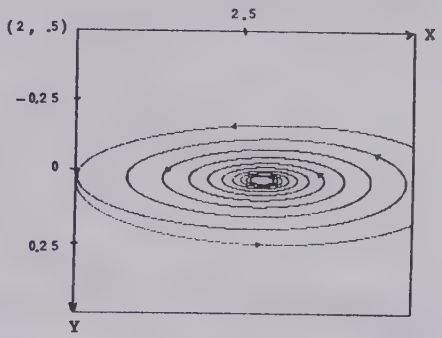
a) τ=1, xε(0,5), yε(0,20), α=5
β=1, u=8, v=3



b) τ=1.2, xε(0,5), yε(-3,8), α=5
β=.88 , u=2, v=-1.21

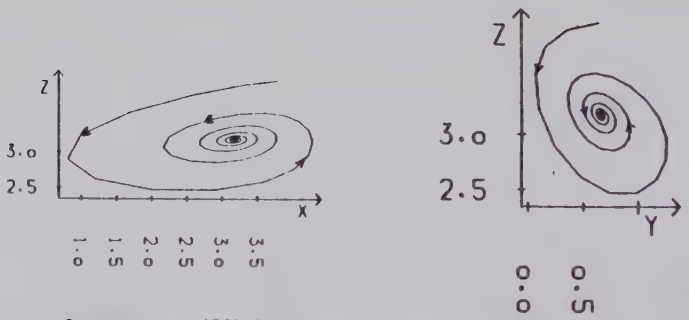


c) τ=1, xε(0,5), yε(-3,8), α=5
β=0.88, u=4, v=-1.51

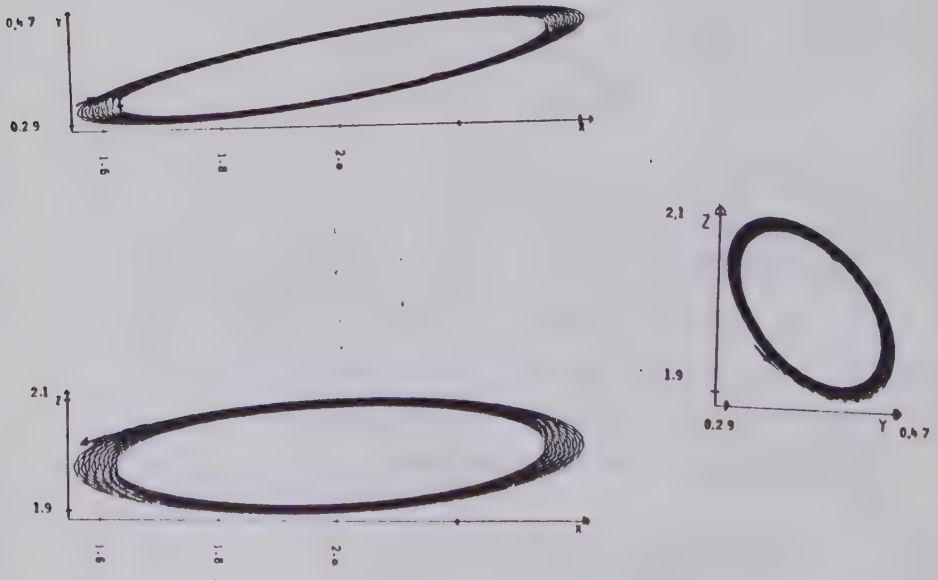


d) τ=1.2, xε(2,3), yε(-0.5,0.5)
β=5, α=0.65, u=0.1, v=-1.56.

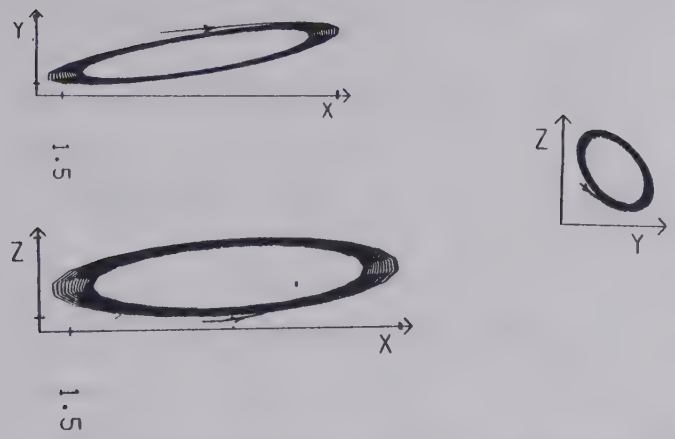
Abb. 14. Phasenebene des Systems (20), dessen Gleichgewicht sich bei festem τ von einem Knoten zu einem limit cycle entwickelt.



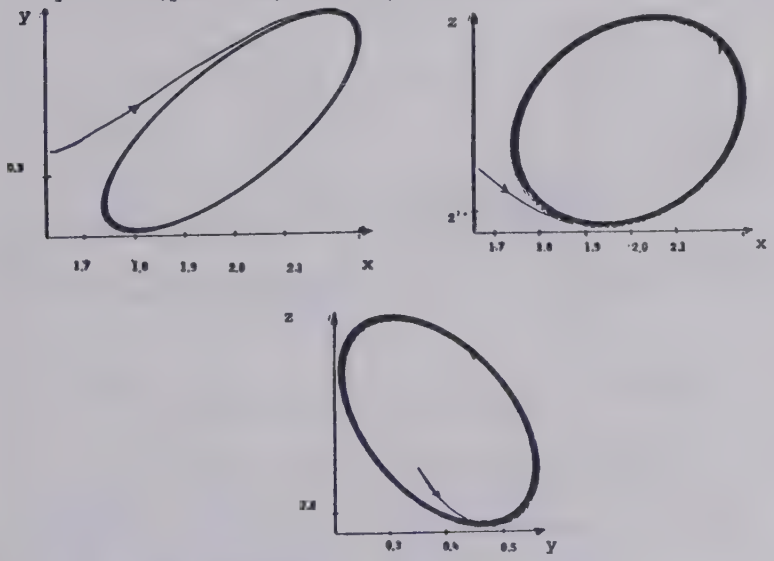
a) Vortex des Systems (20) bei u=8.31, v=6.96, $\varkappa$=5.9, β=2, τ=1.3, x_o=4, y_0=1, z_0=3.72, ω=2.74



b) Limit cycle des Systems (20) bei u=1.73, v=4.33, $\varkappa$=5.9, β=2, τ=2.3 x_o= 1.56, y_o= 0.31, z_o= 1.97, ω= 50



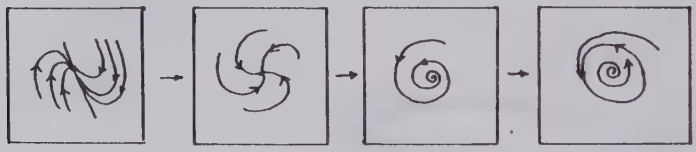
c) Limit cycle des System (20) bei u=1, v=-1.56, α=5, β=0.88 und τ =1.2, x_o =1.6, y_o =0.43, z_o =1.9, ω=50 (xmin=1.44,xmax=2.51, ymin=0.26,ymax=0.49,zmin=1.87,zmax=2.119).



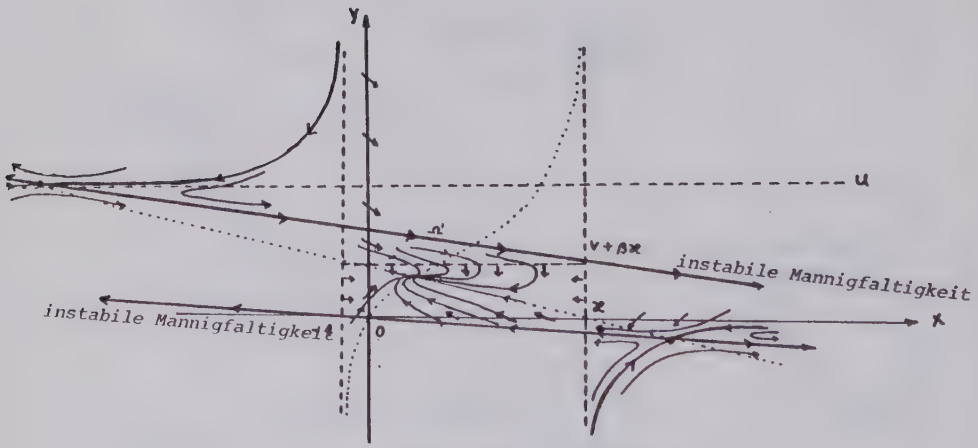
d) Limit cycle des Systems (20) bei u=1, v=-1.56, α=5.5, β=0.889, und τ=1.23, x_o=1.6, y_o=0.43).

Abb. 15. Periodische Lösung des Systems (20).

Als Schlußfolgerung kann man sagen, daß in diesem Fall eine Bifurkation von Typ a stattfindet. D.h. für $\mu < \mu_o$ gibt es einen stabilen limit cycle. Siehe Schema 1.



a) Bifurkation im Bereich x>0,y>0



b) Stabile Knoten im Bereich $x \in R$, $y \in R$.

Schema 1. Bifurkation von Typ a des Systems (20).

Aus biologischer Sicht bedeutet das, daß im System mit Verzögerung ein oszillatorisches Verhalten des stomatären Apparats eintritt, wobei der stomatäre Apparat im Bereich $x \in (1,\kappa)$, $y \in [0,v+\beta\kappa]$ bleibt. Dieses oszillatorische Verhalten hängt vom Zusammenwirken aller Faktoren ab, insbesondere aber vom Faktor y, der dem Turgor entspricht.

5. Das System mit Zeitverzögerung.

Hier wird wieder Gleichung (19) betrachtet, d.h. das System

$$\dot{x} = -\frac{xu}{1+x} + (\alpha - x)y$$

$$\dot{y} = v - y + \beta(\alpha - x(t-\tau)) \qquad (19)$$

und zwar wieder im Bereich $x > -1$, $y \in \mathbb{R}$. Die stationären Lösungen sind $(x,y) = (x_1, y_1)$ und $(x,y) = (x_2, y_2)$.

Man linearisiert das System um die Lösung $(\bar{x},\bar{y}) := (x_1, y_1)$

$$\frac{d(\bar{x}+\xi)}{dt} = -\frac{(\bar{x}+\xi)u}{(1+\bar{x}+\xi)} + (\alpha - (\bar{x}+\xi))(\bar{y}+\eta)$$

$$\frac{d(\bar{y}+\eta)}{dt} = (v-(\bar{y}+\eta)) + \beta(\alpha - (\bar{x}+\xi)(t-\tau))$$

es folgt

$$\frac{d\xi}{dt} = -\frac{\xi u}{(1+\bar{x})(1+\bar{x})} + \alpha\eta - \bar{x}\eta - \xi\bar{y} + O(|\xi|^2+|\eta|^2)$$

$$\frac{d\eta}{dt} = -\eta - \beta\xi(t-\tau).$$

Vernachlässigt man die Glieder höherer Ordnung, so ergibt sich das neue um die Gleichgewichtslage entwickelte System

$$\dot{\xi} = -\frac{\xi u}{(1+\bar{x})^2} + (x-\bar{x})\eta - \bar{y}\xi$$

$$\dot{\eta} = -\beta\xi(t-\tau) - \eta . \qquad (48)$$

Die Stabilität der stationären Lösung wird durch die charakteristische Gleichung beschrieben. Um die letztere zu erhalten, macht man der Ansatz $\xi = \tilde{\xi}\exp(\lambda\tau)$, $\eta = \tilde{\eta}\exp(\lambda\tau)$, so daß sich die Gleichungen ergeben

$$-\left(\frac{u}{(1+\bar{x})^2} + \bar{y} + \lambda\right)\tilde{\xi} + (x-\bar{x})\tilde{\eta} = 0$$

und

$$-\beta e^{-\lambda\tau}\tilde{\xi} - (1+\lambda)\tilde{\eta} = 0 .$$

Die charakteristische Gleichung ergibt sich, indem man die Determinante dieses linearen Systems gleich Null setzt, d.h.,

$$\begin{pmatrix} \frac{u}{(1+\bar{x})^2} + \bar{y} + \lambda & , & -(x-\bar{x}) \\ \beta e^{-\lambda\tau} & , & (1+\lambda) \end{pmatrix} = 0$$

$$\phi(\lambda) = \left(\frac{u}{(1+\bar{x})^2} + \bar{y} + \lambda\right)(1+\lambda) + \beta(x-\bar{x})e^{-\lambda\tau} = 0 . \qquad (49)$$

Die folgende Bemerkung scheint interessant. Ersetzt man in (49) $\exp^{(-\lambda\tau)}$ durch die Näherung $(1-\lambda\tau)$ und identifiziert die beiden τ, so ergibt sich die charakteristische Gleichung (22) des Systems (20)! Das Tiefpaßfilter wirkt also genau wie eine Verzögerung.

5.1. Bedingungen für die Hopfbifurkation.

Um die Bedingungen für eine Hopfbifurkation zu untersuchen, setzt man $\lambda = \nu/\tau$ und (23) in (49) ein, so daß

$$\left(\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y} + \frac{\nu}{\tau}\right)\left(1+\frac{\nu}{\tau}\right) + \beta(\alpha-x)e^{-\nu} = 0$$

ist und erhält

$$\nu^2 + \nu\tau\left(1+\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}\right) + \tau^2\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y} + \tau^2\beta(\alpha-\bar{x})e^{-\nu} = 0.$$

Man definiert

$$A = \tau\left(1+\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}\right)$$

$$B = \tau^2\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y} \qquad (50)$$

$$C = \tau^2\beta(\alpha-\bar{x})$$

dann gilt

$$\nu^2 + \nu A + B + Ce^{-\nu} = 0 \qquad (51)$$

Die Größen (50) sind in der Tat positiv, und wegen

$$A^2 - 2B = \tau^2 \left(\left(\frac{(\bar{x}+\bar{x}^2)\bar{y}}{\bar{x}(1+\bar{x})} \right)^2 + 1 \right) > 0$$

gilt

$$A^2 > 2B . \tag{52}$$

Dies sind die Voraussetzungen des Lemmas von an der Heiden [83]:

Sei die charakteristische Gleichung

$$\nu^2 + A\nu + B + Ce^{-\nu} = 0$$

vorgelegt. Es sei $A,B,C > 0$, $A^2 > 2B$. Dann sind die drei folgenden Aussagen äquivalent:

1) Die charakteristische Gleichung hat wenigstens eine Lösung mit positivem Realteil.

2) Die charakteristische Gleichung hat genau eine Lösung im Bereich $\{\lambda : \mathrm{Re}\lambda > 0, \mathrm{Im}\lambda \in (0,\pi)\}$

3) Es ist $C/A > \nu/\sin\nu$,wobei ν die Lösung der Gleichung $A\cot\nu = \nu - \frac{B}{\nu}$ ist.

Da (50) und (52) die Voraussetzungen des Lemmas erfüllen, folgt daraus, daß die charakteristische Gleichung des System (19) genau eine Lösung λ im Bereich $\mathrm{Re}\lambda > 0$ und $\mathrm{Im}\lambda \in (0,\pi)$ hat. Das heißt, falls

$$A\nu = C\sin\nu \tag{53}$$

und

$$\cot \nu = \frac{\nu^2 - B}{A\nu} \tag{54}$$

ist, gibt es ein $\tau_c = \tau_o$, so daß für das System (19) die notwendigen Bedingungen für eine Hopfbifurkation erfüllt sind.

5.2. Berechnung des Parameter $\tau = \tau_c$

Geht man mit den Ansatz $\lambda = i\omega, \omega \in \mathbb{R}$ in die Gleichung (49) ein, so erhält man eine Beschreibung für den Rand des im Lemma gegebenen Stabilitätsgebietes

$$\begin{aligned} &\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y} - \omega^2 + \beta(\alpha-\bar{x})\cos\omega\tau = 0 \\ &\omega\left(\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y} + 1\right) - \beta(\alpha-\bar{x})\sin\omega\tau = 0 . \end{aligned} \tag{55}$$

Man ersetzt $\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}$ durch $U\bar{y}$ und $\beta(\alpha-\bar{x})$ durch δ in (55) dann gilt

$$U\bar{y} - \omega^2 + \delta\cos\omega\tau = 0$$

$$\omega(U\bar{y}+1) - \delta\sin\omega\tau = 0$$

und damit ist

$$U\bar{y} + \delta\cos = \frac{\delta^2}{(U\bar{y}+1)^2}(1-\cos^2\omega\tau)$$

und

$$\cos^2 \omega\tau + \frac{(U\bar{y}+1)^2}{\delta} \cos \omega\tau + \frac{U\bar{y}(U\bar{y}+1)^2}{\delta^2} - 1 = 0 .$$

Daraus folgt

$$\cos \omega\tau = -\frac{(U\bar{y}+1)^2}{2} \pm \frac{(U\bar{y}+1)^4}{4\delta^2} - \frac{U\bar{y}(U\bar{y}+1)^2}{\delta^2} + 1 . \qquad (56)$$

Hiermit ist τ_c als Funktion der Parameter α, β, ω und der Koordinaten des stationären Punktes $(\bar{x},\bar{y})$ ausgedrückt, d.h.,

$$\tau_c = \frac{1}{\omega} \arccos\left(\frac{V(\bar{x},\bar{y})}{2\beta(\alpha-\bar{x})}\right) \qquad (57)$$

mit

$$V(x,y) = -\left(\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y} + 1\right)^2 \pm \sqrt{\left(\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}\right)^4 - \left(\frac{\alpha+\bar{x}^2}{\bar{x}(1+\bar{x})}\bar{y}\right)^2 + \beta^2(\alpha-\bar{x})^2} .$$

Löst man in den beiden Gleichungen (55) nach $\cos^2\omega\tau, \sin^2\omega\tau$ auf, und addiert, dann folgt

$$\frac{(\omega^2 - U\bar{y})^2}{\delta^2} = \cos^2 \omega\tau$$

und

$$\frac{\omega^2(U\bar{y}+1)^2}{\delta^2} = \sin^2 \omega\tau ,$$

so ergibt sich

$$(\omega^2 - U\bar{y})^2 + \omega^2(U\bar{y}+1)^2 = \delta^2 \qquad (58)$$

$$\omega = \left(- \frac{(U\bar{y})^2}{2} \pm \sqrt{\frac{(U\bar{y})^4}{4} - (U\bar{y})^2 + \delta^2} \right)^{1/2}$$

d.h.

$$\omega = \left(\frac{V(\bar{x},\bar{y})}{2} \right)^{1/2}.$$

Setzt man dies in (57) ein, so folgt

$$\tau_c = \frac{1}{\left(\frac{V(\bar{x},\bar{y})}{2} \right)^{1/2}} \text{ arc cos} \left(\frac{V(\bar{x},\bar{y})}{\beta (\alpha - \bar{x})} \right). \qquad (59)$$

5.3. Berechnung der Hopfbifurkationskurve.

Wie im Falle des dreidimensionalen Systems (20) stellen die Gleichungen (55) bei festem τ eine durch ω parametrisierte Kurve in der (x,y)-Ebene dar. Wenn der Punkt (x,y) in der Ebene läuft und diese Kurve überschreitet, so wandert ein Paar konjugierter Wurzeln über die imaginäre Achse.

Es gelingt nicht, den Parameter ω zu eliminieren. Allerdings gelingt die Elimination von τ . Hierzu wird die Gleichung (58) nach $\bar{y}$ aufgelöst,

$$\omega^4 + \omega^2 (U\bar{y})^2 + (U\bar{y})^2 - \delta^2 = 0$$

und schließlich

$$y = \pm \frac{\bar{x}(1+\bar{x})}{\varkappa+\bar{x}^2}\sqrt{\frac{\beta^2(\varkappa-\bar{x})^2 - \omega^2(\omega^2+1)}{(\omega^2+1)}} \quad . \tag{60}$$

Damit erhält man die Bifurkationskurve für ein festes ω. Diese Kurve hat ganz ähnliche Gestalt wie die Bifurkationskurve

$$y = \frac{\bar{x}(1+\bar{x})}{2\tau(1+\tau)(\varkappa+\bar{x}^2)}\left\{\pm\sqrt{(1+\tau)^4 - 4\tau(1+\tau)(1+\tau-\tau\beta(\varkappa-\bar{x}))} - (1+\tau)^2\right\}$$

des Systems (19). Man muß allerdings bemerken, daß ω aus biologischer Sicht kein sinnvoller Parameter ist.

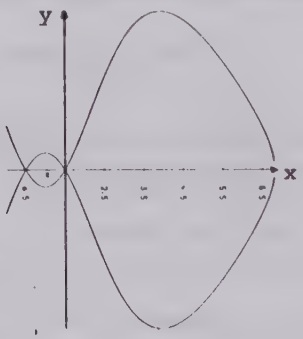


Abb. 16. Bifurkationskurve des Systems (19) mit β=1.5, $\varkappa$=5.9, $\omega \doteq$ 2.3, die unabhängig von τ darstellt ist.

Es wird die Bifurkationskurve diskutiert, die durch die Gleichungen

$$x = \varkappa - \frac{1}{\beta}\cdot\frac{\omega^2+1}{\cos\omega\tau + \frac{\sin\omega\tau}{\omega}} \tag{61}$$

$$y = \frac{\bar{x}(1+\bar{x})}{\varkappa+\bar{x}^2}\cdot\frac{\sin\omega\tau - \cos\omega\tau}{\cos\omega\tau + \frac{\sin\omega\tau}{\omega}}$$

gegeben ist. Letztere folgen aus der Gleichung (55).

Für festes ω stellt (61) eine Kurve in der (x,y) - Ebene dar (s. Abb. 21). Liegt der Punkt (x,y) auf dieser Kurve, so hat die zugehörige charakteristische Gleichung ein Paar rein imaginärer Wurzeln $\pm i\omega$. Die zugehörigen τ ergeben sich dann aus (57) oder (59).

Die Kurve, die die Gleichungen (61) darstellen, hat zwei Äste mit den Scheiteln in

$$x = \alpha + \frac{\omega(\omega^2+1)}{\beta}$$

und

$$x = \alpha - \frac{\omega(\omega^2+1)}{\beta}$$

Der erste Ast ist nach rechts geöffnet und falls

$$x = \alpha - \frac{2\omega^2+1}{\beta}$$

ist, hat eventuell einen Doppelpunkt.

Der zweite Ast ist nach links geöffnet und falls

$$x = \alpha - \frac{\omega(\omega^2+1)}{\beta}$$

hat eventuell zwei Doppelpunkte in x=0 und x=-1.

Für dieses Modell ist nur der Bereich $0 < x < \alpha$ relevant (Siehe Abb. 16).

Die Nullstelle findet man bei x=0, x=-1, $x=\alpha$.

Wenn in (x,y) mit $0 < x < \alpha - \frac{\omega(\omega^2+1)}{\beta}$ die Ordinate y von Null an immer weiter wächst, so überschreitet schließlich der Punkt (x,y) die Bifurkationskurve für dieses feste ω.

Nach (61) gibt es hierzu abzählbar unendlich viele τ .

Für kleine ω und für $x \in (0, \alpha - \frac{\omega\sqrt{\omega^2+1}}{\beta})$ erhält man aus (61) angenähert

$$y = \pm \frac{\bar{x}(1+\bar{x})}{\alpha+\bar{x}^2}\beta(\alpha-\bar{x})$$

und aus (62) für kleine ω angenähert.

$$x = \alpha \pm \frac{1}{\beta} \cdot \frac{1}{1+\tau}$$

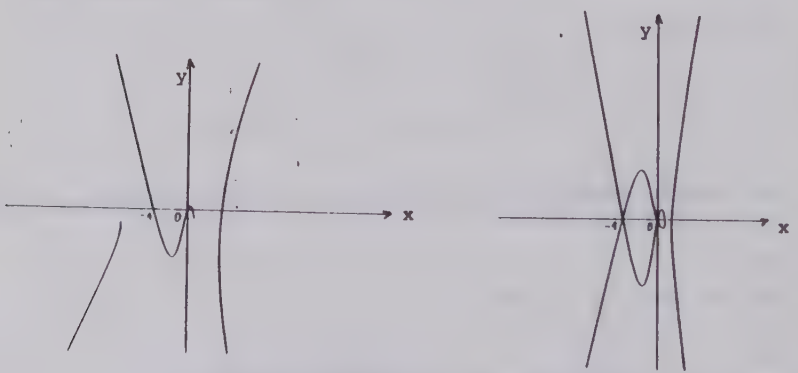
und schließlich

$$\tau = \frac{1}{\beta(\alpha-\bar{x})} \pm 1 .$$

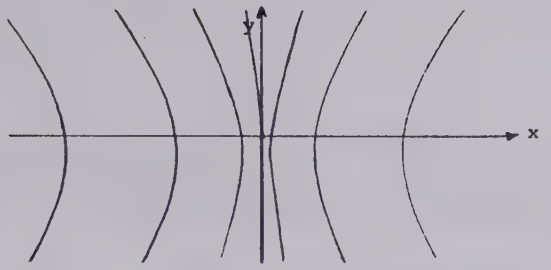
Auf dem oberen Ast gilt also für das kleinste τ angenähert

$$\tau = \frac{1}{\beta(\alpha-\bar{x})} + 1.$$

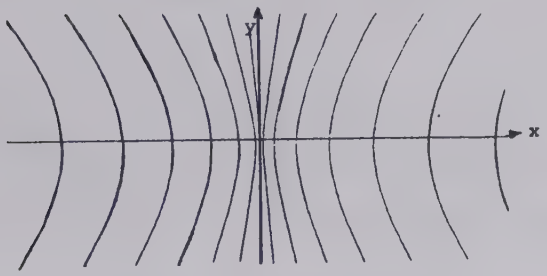
Die Abbildung 22 zeigt die Bifurkationskurve (61) für verschiedene τ-Werte.



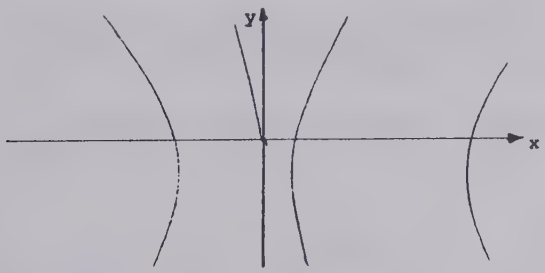
a) Bifurkationskurve des System (19) bei $\beta=0.25$, $\alpha=5.5$ $\tau=1.9$ (Links) und $\beta=0.25$, $\alpha=5.5$, $\tau=5.9$ (Rechts)



b) $\beta=1$, $\varkappa=4$, $\tau=1$, $\omega\min=0$, $\omega\max=40$



c) $\beta=1$, $\varkappa=2$, $\tau=2$, $\omega\min=0$, $\omega\max=20$.



d) $\beta=1$, $\varkappa=2$, $\tau=1$, $\omega\min=0$, $\omega\max=20$.

Abb. 22. Bifurkationskurve des Systems (19).

5.4 Die Richtung der Hopfbifurkation.

Das System mit Verzögerung lautet:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -\frac{xu}{1+x} + (\alpha-x)y \\ \dot{y} &= v - y + \beta(\alpha-x(t-\tau)). \end{aligned} \tag{19}$$

Da angenommen wurde, daß die Zeitverzögerung klein ist, wird die folgende Approximation benutzt:

$$x(t-\tau) = x(t) - \tau\dot{x}(t) + O(\tau^2). \tag{62}$$

Unter Benutzung des Systems (19) und die Näherung (62) erhält man

$$x(t-\tau) = x(t) + \frac{\tau x(t)u}{1+x(t)} - \tau(\alpha-x)y + O(\tau^2).$$

Dieser Ausdruck wird wieder in (19) eingesetzt:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -\frac{xu}{1+x} + (\alpha-x)y \\ \dot{y} &= v - y + \beta(1-\tau y)(\alpha-x) + \beta\tau\frac{xu}{1+x} \quad . \end{aligned} \tag{63}$$

Man transformiert das System (63) um die Lösung $(\bar{x},\bar{y})$, so daß der Gleichgewichtspunkt in den Nullpunkt übergeht.

$$\frac{d(\bar{x}+\xi)}{dt} = -\frac{(\bar{x}+\xi)u}{1+\bar{x}+\xi} + (\alpha-\bar{x}-\xi)(\bar{y}+\eta)$$

oder

$$\dot{\xi} = \left(-\frac{u}{(1+\bar{x})^2} - \bar{y}\right)\xi + (\alpha-\bar{x})\eta + \frac{u}{(1+\bar{x})^2(1+\bar{x}+\xi)}\xi^2 - \xi\eta$$

und

$$\frac{d(\bar{y}+\eta)}{dt} = v - (\bar{y}+\eta) + \beta(1-\tau(\bar{y}+\eta))(\alpha-\bar{x}-\xi) + \beta\tau\frac{(\bar{x}+\xi)u}{(1+\bar{x}+\xi)}$$

oder

$$\dot{\eta} = -\beta(1-\tau\bar{y})\xi - \beta\tau(\alpha-\bar{x})\eta + \beta\tau\xi\eta + \beta\tau\left(\frac{(\bar{x}+\xi)u}{1+\bar{x}+\xi} - \frac{\bar{x}u}{1+\bar{x}}\right)$$

wobei

$$\frac{(\bar{x}+\xi)u}{1+\bar{x}+\xi} - \frac{\bar{x}u}{1+\bar{x}} = \frac{u\xi}{(1+\bar{x})^2} - \frac{u}{(1+\bar{x})^2(1+\bar{x}+\xi)}\xi^2$$

ist(Siehe Seite 144), damit gilt

$$\dot{\eta} = \left(\beta\tau\frac{u}{(1+\bar{x})^2}+\bar{y} - \beta\right)\xi - \beta\tau(\alpha-\bar{x})\eta + \beta\tau\xi\eta - \beta\tau\frac{u}{(1+\bar{x})^2(1+\bar{x}+\xi)}\xi^2$$

In Vektorschreibweise lautet das transformierte System (63):

$$\begin{pmatrix}\dot{\xi}\\ \dot{\eta}\end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\frac{u}{(1+\bar{x})^2} - \bar{y} & , & (\alpha-\bar{x}) \\ \beta(\tau(\frac{u}{(1+\bar{x})^2}+\bar{y})-1) & , & -\beta\tau(\alpha-\bar{x})\end{pmatrix}\begin{pmatrix}\xi\\ \eta\end{pmatrix} + \begin{pmatrix}\frac{u}{(1+\bar{x})^2(1+\bar{x}+\xi)}\xi^2 - \xi\eta \\ \beta\tau(\xi\eta - \frac{u}{(1+\bar{x})^2(1+\bar{x}+\xi)}\xi^2)\end{pmatrix}$$

Setzt man $A = \frac{u}{(1+\bar{x})^2}+\bar{y}$, $B=(\alpha-\bar{x})$, $c= \frac{u}{(1+\bar{x})^2}$, $d=1+\bar{x}$ und schreibt wieder x,y statt ξ, η, so daß

$$\begin{pmatrix}\dot{x}\\ \dot{y}\end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -A & , & B \\ \beta(\tau A-1) & , & -\beta\tau B\end{pmatrix}\cdot\begin{pmatrix}x\\ y\end{pmatrix} + \begin{pmatrix}\frac{c}{d+x}x^2 - xy \\ \beta\tau(xy - \frac{c}{d+x}x^2)\end{pmatrix}. \qquad (64)$$

ist, wobei $f(x,y) := \frac{c}{d+x}x^2-xy$, $g(x,y)=\beta\tau f(x,y)$ den nicht-linearen Funktionen mit quadratischen und höheren Termen in (x,y) des Systems (64) entsprechen.

Die Eigenwerte des linearen Anteils von (64) genügen der charakteristischen Gleichung $\lambda^2 - \lambda \operatorname{tr} J + \det J = 0$, wobei

$$J = \begin{pmatrix} -A + f_x(x,y) & , & B + f_y(x,y) \\ \beta(\tau A - 1) + \beta\tau f_x(x,y) & , & -\beta\tau B + \beta\tau f_y(x,y) \end{pmatrix}$$

Es gilt

$$\operatorname{tr} J = -A + f_x(x,y) - \beta\tau B + \beta\tau f_y(x,y) = 0$$

und

$$\det J = -\beta(2\tau A - 1) f_y(x,y) - 2\beta\tau B f_x(x,y) + \beta B = \omega^2 ,$$

dabei ist

$$f(x,y) = \frac{cx^2}{d+x} - xy \qquad f_{xx}(x,y) = \frac{cd}{(d+x)^2} + \frac{cd(d-x)}{(d+x)^3} - 1$$

$$f_x(x,y) = \frac{cx}{d+x} + \frac{cdx}{(d+x)^2} - x \qquad f_{xy}(x,y) = 0 = f_{yy}(x,y)$$

$$f_y(x,y) = -x \qquad f_{yx}(x,y) = -1 .$$

Man setzt diese Ausdrücke wieder in $\operatorname{tr} J$ und $\det J$ ein und erhält

$$\operatorname{tr} J = -A + \frac{cx}{d+x} + \frac{cdx}{(d+x)^2} - x - \beta\tau B - \beta\tau x = 0 ,$$

$$\det J = \beta(2\tau A - 1)x - 2\beta\tau B\left(\frac{cx}{d+x} + \frac{cdx}{(d+x)^2} - x\right) + \beta B = \omega^2 . \qquad (65)$$

Um die Richtung der Bifurkation und die Stabilität der Lösung zu berechnen, muß das System (64) in die kanonische Form

$$\dot{x} = -\omega y + \tilde{f}(x,y) = F(x,y,\mu)$$

$$\dot{y} = \omega x + \tilde{g}(x,y) = G(x,y,\mu)$$

überführt werden, wenn die Formel von Marsden und McCracken angewandt werden soll.

Dazu setzt man

$$x = -B\xi$$
$$y = -A\xi - \omega\eta \quad .$$

Damit geht die erste Differentialgleichung in (64) über in

$$-B\dot{\xi} = -A(-B\xi) + B(-A\xi-\omega\eta) + \frac{c(-B\xi)^2}{d-B\xi} - (-B\xi)(-A\xi-\omega\eta)$$

$$= -B\omega\eta + \frac{B^2c}{d-B\xi}\xi^2 - AB\xi^2 - B\omega\xi\eta$$

$$\dot{\xi} = \omega\eta - \left(\frac{Bc}{d-B} - A\right)\xi^2 + \omega\xi\eta$$

wobei

$$\tilde{f}(\xi,\eta) = -\left(\frac{Bc}{d-B\xi} - A\right)\xi^2 + \omega\xi\eta$$

ist.

Die zweite Differentialgleichung in (64) geht in

$$-A\dot{\xi} - \omega\dot{\eta} = \beta(\tau A-1)(-B\xi) - \beta\tau B(-A\xi-\omega\eta) + \beta\tau\left((-B\xi)(-A\xi-\omega\eta) - \frac{c(-B\xi)^2}{d-B\xi}\right)$$

$$= \beta B\xi + \beta\tau B\omega\eta + \beta\tau\left(AB\xi^2 + B\omega\xi\eta + \frac{B^2c}{d-B\xi}\xi^2\right)$$

$$-\omega\dot{\eta} = \beta B\xi + \beta\tau B\omega\eta + \beta\tau\left(AB\xi^2 + B\omega\xi\eta + \frac{B^2c}{d-B\xi}\xi^2\right) + A\omega\eta - A\left(\frac{Bc}{d-B\xi} - A\right)\xi^2 + A\omega\xi\eta$$

$$= \beta B\xi + (\beta\tau B+A)\omega\eta + (\beta\tau AB + \frac{B^2c}{d-B\xi} - \frac{ABC}{d-B\xi} + A^2)\xi^2 + (\beta\tau B+A)\omega\xi\eta$$

$$\dot{\eta} = -\frac{1}{\omega}\{\beta B\xi + (\beta\tau B+A)\omega\eta\} - \frac{1}{\omega}\{(A(\beta\tau B+A) + \frac{Bc}{d-B\xi}(B-A))\xi^2$$

$$+ (\beta\tau B+A)\omega\xi\eta\}.$$

Setzt man wieder x,y statt ξ,η, so folgt

$$\dot{x} = \omega y - (\frac{Bc}{d-Bx} - A)x^2 + \omega xy = \omega y + \tilde{f}(x,y)$$

$$\dot{y} = -\frac{1}{\omega}\{\beta Bx + (\beta\tau B+A)\omega y\} - \frac{1}{\omega}\{(A(\beta\tau B+A) + \frac{Bc}{d-Bx}(B-A))x^2$$

$$+ (\beta\tau B+A)\omega xy\}$$

oder

$$\dot{y} = -\frac{1}{\omega}\{(\beta(2\tau A-1)x - 2\beta\tau B(\frac{cx}{d+x} + \frac{cdx}{(d+x)^2} - 1) + \beta B)x +$$

$$(A - \frac{cx}{d+x} - \frac{cdx}{(d+x)^2} + x + \beta\tau B + \beta\tau x)\omega y\} - \frac{1}{\omega}\{(A(\beta B+A) +$$

$$\frac{Bc}{d-Bx}(B-A))x^2 + (\beta\tau B+A)\omega xy - \beta(2\tau A-1)x^2 + 2\beta\tau B(\frac{cx}{d+x}$$

$$+ \frac{cdx}{(d+x)^2}\tau x)x + \omega y(\frac{cx}{d+x} + \frac{cdx}{(d+x)^2} - x) - \beta\tau\omega xy$$

$$= -\frac{1}{\omega}\{(\omega^2)x - (0)\omega y\} - \frac{1}{\omega}\{(A(\beta\tau B+A) + \frac{Bc}{d-Bx}(B-A) - \beta(2\tau A-1))x^2$$

$$+ (\beta\tau B+A-\beta\tau)\omega xy + (2\beta\tau Bx+\omega y)(\frac{cx}{d+x} + \frac{cdx}{(d+x)^2} - x)\}$$

und schließlich

$$\dot{y} = -\omega x - \frac{1}{\omega}\{(A(\beta\tau B+A) + \frac{Bc}{d-Bx}(B-A) - \beta(2\tau A-1))x^2$$

$$+ (\beta\tau B+A-\beta\tau)\omega xy + (2\beta\tau Bx+\omega y)(\frac{cx}{d+x} + \frac{cdx}{(d+x)^2} - x)\}.$$

Somit ist

$$F(x,y,\mu) = \omega y - \left(\frac{Bc}{d-Bx} - A\right)x^2 + \omega xy$$

$$G(x,y,\mu) = -\omega x - \frac{1}{\omega}\{(A(\beta\tau B+A) + \frac{Bc}{d-Bx}(B-A) - \beta(2\tau A-1))x^2$$

$$+ (\beta\tau B+A-\beta\tau)\omega xy + (2\beta\tau Bx+\omega y)\left(\frac{cx}{d+x}+\frac{cdx}{(d+x)^2}-x\right)\}$$

und

$$F_x = -\frac{Bcx}{d-Bx} - \frac{Bcdx}{(d-Bx)^2} + 2Ax + \omega y \qquad F_y = \omega x$$

$$F_{xy} = \omega \qquad F_{yy} = 0$$

$$F_{xx} = \frac{2B^2cdx}{(d-Bx)^3} + 2A \qquad F_{xyy} = 0$$

$$F_{xxx} = \frac{2B^2cd}{(d-Bx)^3} + \frac{2B^3cdx}{(d-Bx)^4}$$

$$G_x = -\omega - \frac{1}{\omega}\{2A(\beta\tau B+A)x + \left|\frac{Bcx}{d-Bx}+\frac{Bcdx}{(d-Bx)^2}\right|(B-A) - 2\beta(2\tau A-1)x$$

$$+ (\beta\tau B+A-\beta\tau)\omega y + 2\beta\tau Bc\left(\frac{x}{d+x} + \frac{dx}{(d+x)^2}\right) + \frac{4\beta\tau Bcd^2x}{(d+x)^3}$$

$$-4\beta\tau Bx + \frac{cd\omega y}{(d+x)^2} + \frac{(d-x)\omega y}{(d+x)^3} + \omega y\}$$

$$G_{xx} = -\frac{1}{\omega}\{2A(\beta\tau B+A) + \left|\frac{Bcd}{(d-Bx)^2}+\frac{Bcd(d+2Bx)}{(d-Bx)^3}\right|(B-A) - 2\beta(2\tau A-1)$$

$$+ \frac{2\beta\tau Bcd}{(d+x)^2} + \frac{2\beta\tau Bc(d-x)}{(d+x)^3} + \frac{4\beta\tau Bcd^2(d-2x)}{(d+x)^4} - 4\beta\tau B - \frac{2cd\omega y}{(d+x)^3}$$

$$- \frac{2(-2d+x)\omega y}{(d+x)^6}\}$$

$$G_{xxx} = -\frac{1}{\omega}\{\left|\frac{2B^2cd}{(d-Bx)^2} + \frac{Bcd(5Bd+4B^2x)}{(d-Bx)^4}\right|(B-A) - \frac{4\beta\tau Bcd}{(d+x)^3}$$

$$+ \frac{4\beta\tau Bc(-2d+x)}{(d+x)^4} - \frac{24\beta\tau Bcd^2(d-x)}{(d+x)^5} + \frac{6cd\omega y}{(d+x)^4}$$

$$+ \frac{2(13d-5x)\omega y}{(d+x)^7}\}$$

$$G_y = -\frac{1}{\omega}\{(\beta\tau B+A-\beta\tau)\omega x + (\frac{cx}{d+x} + \frac{cdx}{(d+x)^2}-x)\omega\}$$

$$G_{yy} = 0$$

$$G_{yyy} = 0$$

$$G_{xxy} = -\frac{1}{\omega}\{-\frac{2cd\omega}{(d+x)^3}+\frac{2(-2d+x)\omega}{(d+x)^6}\}$$

$$G_{xy} = -\frac{1}{\omega}\{(\beta\tau B+A-\beta\tau)\omega + \frac{cd\omega}{(d+x)^2}+\frac{(d-x)\omega}{(d+x)^3} -\omega\}$$

Wie schon bei Kapitel II erwähnt, wird S durch die Formeln von Marsden und McCracken so definiert

$$S = (F_{xxx}+F_{xyy}+G_{xxy}+G_{yyy})-F_{xy}(F_{xx}+F_{yy})+G_{xy}(G_{yy}+G_{xx})$$

$$+ F_{xx}G_{xx} - F_{yy}G_{yy}.$$

Setzt man die 3 ersten Ableitungen von F und G in S ein, so ergibt sich die Richtung der Bifurkation

$$S = \omega\{\frac{2B^2cd}{(d-Bx)^3}+\frac{2B^3cdx}{(d-Bx)^4}+\frac{2cd}{(d+x)^3}-\frac{2(-2d+x)}{(d+x)^6}\}-\omega(\frac{2B^2cdx}{(d-Bx)^3}$$

$$+ 2A) + \frac{1}{\omega}\{\beta\tau B+A-\beta\tau + \frac{cd}{(d+x)^2}+\frac{(d-x)}{(d+x)^3}-1)(2A(\beta\tau B+A)$$

$$+ (\frac{Bcd}{(d-Bx)^2}+\frac{Bcd(d+2Bx)}{(d-Bx)^3})(B-A) -2\beta(2\tau A-1) + \frac{2\beta\tau Bcd}{(d+x)^2}$$

$$+ \frac{2\beta\tau Bc(d-x)}{(d+x)^3} + \frac{4\beta\tau Bcd^2(d-2x)}{(d+x)^4} - 4\beta\tau B - \frac{2cd\omega y}{(d+x)^3},$$

$$+ \frac{2(-2d+x)\omega y}{(d+x)^6}\} - \frac{1}{\omega}(\frac{2B^2cdx}{(d-Bx)^3}+2A)\{2A(\beta\tau B+A)$$

$$+(\frac{Bcd}{(d-Bx)^2}+\frac{Bcd(d+2Bx)}{(d-Bx)^3})(B-A) - 2\beta(2\tau A-1) + \frac{2\beta\tau Bcd}{(d+x)^2}$$

$$+ \frac{2\beta\tau Bc(d-x)}{(d+x)^3}+\frac{4\beta\tau Bcd^2(d-2x)}{(d+x)^4} - 4\beta\tau B - \frac{2cd\omega y}{(d+x)^3}$$

$$+\frac{2(-2d+x)\omega y}{(d+x)^6}\Big\}\Big|_{0,0,\mu}$$

$$S = \frac{2B^2c\omega}{d^2} + \frac{2c\omega}{d^2} + \frac{4\omega}{d^2} - 2A\omega + \frac{1}{\omega}(\beta\tau B + A - \beta\tau + \frac{c}{d} + \frac{1}{d^2} - 1)\{2A(\beta\tau B + A) + \frac{2Bc(B-A)}{d} - 2\beta(2\tau A - 1) + \frac{6\beta\tau Bc}{d} + \frac{2\beta\tau Bc}{d^2} - 4\beta\tau B\}$$

$$- \frac{2A}{\omega}\{2A(\beta\tau B + A) + \frac{Bc(B-A)}{d} + \frac{Bc(B-A)}{d} - 2\beta(2\tau A - 1) - 4\beta\tau B + \frac{2\beta\tau Bc}{d} + \frac{2\beta\tau Bc}{d} + \frac{4\beta\tau Bc}{d}\}$$

$$= \frac{2B^2c\omega}{d} + \frac{2c\omega}{d^2} + \frac{4\omega}{d^2} - 2A\omega + \frac{1}{\omega}(\beta\tau B - A - \beta\tau + \frac{c}{d} - \frac{1}{d^2} - 1)(2\beta\tau AB + 2A^2 + \frac{2B^2c}{d} - \frac{2ABc}{d} - 4\beta\tau A + 2\beta + \frac{6\beta\tau Bc}{d} + \frac{2\beta\tau Bc}{d^2} - 4\beta\tau B)$$

$$= \{\frac{2B^2c\omega}{d} + \frac{2c\omega}{d^2} + \frac{4\omega}{d^2} + \frac{\beta\tau B + (c/d)}{\omega}\left[2\beta\tau AB + 2A^2 + \frac{2B^2c}{d} + 2\beta + \frac{6\beta\tau Bc}{d} + \frac{2\beta\tau Bc}{d^2}\right] + \frac{1}{\omega}(A + \beta\tau + \frac{1}{d^2} + 1)(\frac{2ABc}{d} + 4\beta\tau A + 4\beta\tau B)\} - \{2A\omega + (A + \beta\tau + \frac{1}{d^2} + 1)(2\beta\tau AB + 2A^2 + \frac{2B^2c}{d} + 2\beta + \frac{6\beta\tau Bc}{d} + \frac{2\beta\tau Bc}{d^2}\}.$$

Da $A, B, c, d, \tau, \omega, \beta > 0$ sind und falls ω klein ist, ist

$$S > 0$$

d.h. im Bereich $x > -1$, > 1, $y \in \mathbb{R}^+$ gibt es einen unstabilen limit cycle für $\mu > \mu_0$.

Falls $y < 0$ ist, ist $A < 0$ und $S < 0$, damit ergibt sich, daß einen stabilen limit cycle gibt.

Falls die innere CO_2 - Konzentration größer als die äußere ist, so ist $S < 0$ und es ergibt sich ein stabiler limit cycle.

6. Zusammenfassung:

In den vorhergehenden Abschnitten waren das System mit Verzögerung, das System mit einem Tiefpaßfilter und ein weiteres System betrachtet worden. Im folgenden soll der Zusammenhang zwischen diesen Systemen in etwas allgemeinerer Form untersucht werden.

Das System mit Verzögerung lautet

$$\begin{aligned} \dot{x} &= f(x,y) \\ \dot{y} &= g(x(t-\tau),y) \quad , \end{aligned} \tag{19}$$

das System mit Tiefpaßfilter

$$\begin{aligned} \dot{x} &= f(x,y) \\ \dot{y} &= g(z,y) \quad , \\ \tau\dot{z} &= x - z \end{aligned} \tag{20}$$

schließlich sei das approximierende System (durch Entwicklung nach τ) gegeben

$$\begin{aligned} \dot{x} &= f(x,y) \\ \dot{y} &= g(x+\tau f(x,y),y) \end{aligned} \tag{63}$$

Zuerst beobachtet man, daß jede Lösung (x,y) der Gleichungen

$$f(x,y) = 0, \qquad g(x,y) = 0$$

zu einer stationären Lösung für jedes der Systeme (19),(20), (63) führt.

Die betreffenden Jacobimatrizen lauten

$$J_{19} = \begin{pmatrix} f_x - \lambda & , & f_y \\ -g_x e^{-\lambda\tau} & , & g_y - \lambda \end{pmatrix} ,$$

$$J_{20} = \begin{pmatrix} f_x - \lambda & , & f_y & , & 0 \\ 0 & , & g_y - \lambda & , & g_x \\ 1/\tau & , & 0 & , & -\frac{1}{\tau} - \lambda \end{pmatrix},$$

$$J_{63} = \begin{pmatrix} f_x - \lambda & , & f_y \\ g_x(1+\tau f_x) & , & g_x \tau f_y + g_y - \lambda \end{pmatrix},$$

und die charakteristischen Gleichungen sind

$$(f_x-\lambda)(g_y-\lambda) + f_y g_x e^{-\lambda\tau} = 0 \,,$$

$$(f_x-\lambda)(g_y-\lambda)(1+\lambda\tau) - f_y g_x = 0 \,,$$

$$(f_x-\lambda)(g_x\tau f_y + g_y - \lambda) - f_y g_x(1+\tau f_x) = 0 \,.$$

Diese Gleichungen werden nach Potenzen von λ und $e^{-\lambda\tau}$ geordnet.

$$-\lambda^2 + \lambda(f_x+g_y) - f_y g_x e^{-\lambda\tau} = 0 \qquad (66)$$

$$-\lambda^3\tau - \lambda^2(1 - \tau f_x - \tau g_y) - \lambda(-f_x - g_y + \tau f_x g_y) + (f_y g_x - f_x g_y) = 0 \qquad (67)$$

$$-\lambda^2 - \lambda(-f_x - g_y - \tau f_y g_x) + (f_y g_x - f_x g_y) = 0 \,. \qquad (68)$$

Für $\tau = 0$ lauten die Stabilitätsbedingungen von (66)

$$\text{Spur } J_{19} = f_x + f_y < 0 \,, \qquad \text{Det } J_{19} = f_x g_y - f_y g_x > 0.$$

Untersucht man für jeden Fall die Bedingungen, die eine Hopfbifurkation hervorrufen, so gilt

1) Für den Fall mit Zeitverzögerung (19) wendet man den Satz von an der Heiden [83] an. Es ergeben sich die Bedingungen für eine Hopfbifurkation

$$\lambda\tau^2(f_x+g_y) = \tau^2 f_y g_x \sin\lambda\tau$$

und

$$\cot\lambda\tau = \frac{\lambda^2\tau^2 - \tau^2 f_x g_y}{\lambda\tau^2(f_x+g_y)} = \frac{\lambda^2 - f_x g_y}{\lambda(f_x+g_y)},$$

d.h. zusammengefaßt

$$f_y g_x = \frac{\lambda^2 - f_x g_y}{\cos\lambda\tau},$$

wobei

$$f_y g_x > 0 \text{ ist falls } \lambda^2 > f_x g_y \text{ und } \cos\lambda\tau = 1.$$

2) Für das System (63) erhält man aus (68)

$$\lambda = \frac{f_x+g_y+\tau f_y g_x}{2} \pm \frac{1}{2}\sqrt{(f_x+g_y+\tau f_y g_x)^2 - 4(f_x g_y - f_y g_x)},$$

Eine Hopfbifurkation tritt ein, falls

$$f_x+g_y+\tau f_y g_x = 0 \quad \text{und} \quad f_x g_y - f_y g_x > 0$$

sind. Da $f_x g_y - f_y g_x > 0$ ist, so findet eine Hopfbifurkation statt, falls

$$f_y g_x > 0$$

ist.

3) Für das System mit Tiefpaßfilter (20) erhält man aus (67)

$$-\lambda^3\tau-\lambda^2(1-\tau f_x - \tau g_y) -\lambda(-f_x-g_y+\tau f_x g_y)+(f_y g_x-f_x g_y)= 0$$

und aus der Gleichung

$$-(\lambda^2+\omega^2)(\lambda+\nu)\tau = -\lambda^3\tau - \lambda^2\tau\nu - \lambda\tau\omega^2 - \omega^2\nu\tau = 0$$

ergibt sich durch Vergleich

$$1 - \tau f_x - \tau g_y = \tau\nu$$

$$-f_x- g_y + \tau f_x g_y = \tau\omega^2$$

$$- \omega^2\nu\tau= f_y g_x - f_x g_y$$

wobei ν die negative Wurzel und $\pm i\omega$ die imaginären Wurzeln des charakteristischen Polynom sind.

Eliminiert man ω und ν, so ergibt sich

$$\tau^2(f_x+g_y)f_x g_y -\tau[(f_x+g_y)^2+f_y g_x]+(f_x+g_x) = 0$$

d.h.

$$\tau^2- \tau\frac{(f_x+g_y)^2+f_y g_x}{(f_x+g_y)f_x g_y} + \frac{1}{f_x g_y} = 0.$$

Es gibt also solche τ, nämlich

$$\tau = \frac{(f_x+g_y)^2+f_y g_x}{2(f_x+g_y)f_x g_y} \pm \frac{1}{2}\sqrt{\left(\frac{(f_x+g_y)+f_y g_x}{(f_x+g_y)f_x g_y}\right)^2 - 4\,\frac{1}{f_x g_y}}$$

genau dann, wenn

$$\left(\frac{(f_x+g_y)^2 + f_y g_x}{2(f_x+g_y) f_x g_y} \right)^2 - 4 \frac{1}{f_x g_y} > 0$$

ist. Dies gilt, falls

$$\left[(f_x+g_y)^2 + f_y g_x\right]^2 \geq 16(f_x+g_y)^2 f_x g_y \qquad (69)$$

ist.

Das bedeutet, daß neben der Bedingung $f_y g_x > 0$, die als Hopfbifurkations-Bedingung der Systeme (19),(63) auftritt, das System mit Tiefpaßfilter die Nebenbedingung (69) fordert, d.h.

$$f_x g_y < \frac{\left[(f_x+g_y)^2 + f_y g_x\right]^2}{16(f_x+g_y)^2}.$$

LITERATURVERZEICHNIS:

[1] ADDICOTT, F.T.:
Abscisic Acid (ABA), in: Praeger Special Studies, N.Y. (1983).

[2] ALLOWAY, W.G.:
Accumulation of Malate in Guard Cells of Vicia Faba during stomatal opening. Planta 110, 63-70 (1973).

[3] ANDERS, J.:
Oscillatory Transpiration and Water Uptake of Avena Plant. I. Preliminar Observations. Physiologia Plant 28, 40-50 (1973).

[4] ANDERSON, W.P.:
Ion Transport in Plants, in: Academic Press, London (1973).

[5] BAKER, D.A.:
Transport Phenomena in Plants. Preprint (1984).

[6] BARRS, H.D.:
Cyclic Variations in Stomatal Aperture, Transpiration, and Leaf Water Potential under constant Environmental Conditions. Ann. Rev. Pl. Physiol. 22, 223-236 (1971).

[7] COMINS, H.N. and FARQUHAR, G.:
Stomatal Regulation and Water Economy in CAM Plants: An Optimization Model. J. Theor. Biol. 97, 263-284 (1982).

[8] COOKE, J.R.:
Some theoretical considerations in stomatal diffussion: A field Theory Approach.
Acta Biotheoretica, Vol. XVII, 95-124 (1967).

[9] COWAN, I.R. and TROUGHTON, J.H.:
The relative role of Stomata in Transpiration and Assimilation. Planta 97, 325-336 (1971).

[10] COWAN, I.R.:
Oscillations in Stomatal Conductance and Plant functioning associated with Stomatal Conductance: Observations and a Model. Planta (Berl.) 106, 185-219 (1972).

[11] COWAN, I.R.:
Stomatal Behaviour and Environment.
Advances in Bot. Research, Vol. 4, 117-228 (1977).

[12] CUTTER, G.E.:
Epidermis. In: Plant Anatomy. Edward Arnold Ed. 2a.Ed. N.Y.(1978).

[13] DAINTY, J.:
Water Relations of Plant Cells. Adv. Bot.Res. I, 279 (1963).

[14] DELWICHE, M.J. and COOKE, J.R.:
An Analytical Model of the hydraulic Aspects of Stomatal dynamics. J. Theor. Biol. 69, 113-141 (1977).

[15] FARQUHAR, G.D., von CAEMMERER, S. and BERRY, J.A.:
A Biochemical Model of Photosynthetic CO_2 Assimilation in Leaves of C_3-Species. Planta 149, 78-90 (1980).

[16] FARQUHAR, G., DUBBE, D.R. and RASCKE, K.:
Gain of the Feedback Loop involving Carbon Dioxide and Stomata. Plant Physiol. 62, 406-412 (1978).

[17] FENICHEL, N.:
Persistence and smoothness of invariant manifolds of flows. Ind. Math. J. 21, 193-226 (1971).

[18] FILMER, D.L. and COOPER, T.G.:
Effect of varying Temperature and pH upon the Predicted rate of CO_2 utilization by Carboxylase.
J. Theor. Biol. 29, 131-145 (1970).

[19] FISCHER, R.A.:
Stomatal Opening: Rate of Potassium Uptake of Guard Cells. Science, N.Y., 160, 784-785 (1968).

[20] FLAHERTY, J.E. and HOOPENSTEADT, F.C.:
Frequency entrainment of a forced van der Pol Oscillator. Stud. Appl. Math. 58, 5-15 (1978).

[21] GANTI, T.:
Organization of Chemical Reactions into dividing and metabolizing units: The Chemotons.
Biosystems 7, 15-21 (1975).

[22] GLINKA, Z. and Reinhold, L.:
Abscisic Acid raises the Permeability of Plant Cells to Water. Plant Physiol. 48, 103-105 (1971).

[23] GOODWIN, B.C. and COHEN, M.H.:
A Phase-shift model for the spatial and temporal organisation of developing systems.
J. Theoret. Biol. 25, 49-107 (1969).

[24] GOODWIN, B.C.:
Biological control Processes and Time.
Ann. New York. Acad. Sci., Vol. 138, 748-758 (1967).

[25] GRADMANN, D., HANSEN, U.P. and SLAYMAN, C.L.:
Reaction-Kinetic Analysis of current Voltage Relationships for Electronic Pumps in Neurospora and Acetabularia.
Current Topics in Membranes and Transport,Vol.16, 257-274 (1982).

[26] GRAHAM, D., FARQHUAR, G. and SHARKKY, T.:
Stomatal Conductance and Photosynthesis.
Ann. Rev. Plant Physiol. 33, 317-345 (1982).

[27] GRASMAN, J. and JANSEN, M.J.E.:
Mutually synchronized relaxation oscillators as prototypes of oscillating systems in Biology.
J. Math. Biol. 7, 171-197 (1979).

[28] HALE, J.K.:
Nonlinear Oscillations in equations with delays. In: F.Hoppensteadt(ed.),Nonlinear Oscillations in Biology.Providence (1979).

[29] HARTUNG, W., ULLRICH-EBERIUS, C.I., LÜTTAGE, U., BÖCHER, M. and NOVACKY, A.:
Effect of ABA on Membrane Potential and Transport of Glucose and Glycine in Lemnagibba G1.
Planta 148, 256-261 (1980).

[30] HASSARD, B. and Wan, Y.H.:
Bifurcation Formulae derived from Center Manifold Theory.
Journal of Math. Analysis and App. 63, 297-312 (1978).

[31] HASSARD, B., KAZARINOFF, N.D. and WAN, Y.H.:
In: Theory and Applications of Hopf Bifurcation.
Lecture Notes Series 41, Cambridge Univ. Press (1981).

[32] HEAT, O.V.S.:
In: Physiologie der Photosynthese. Thieme Verlag (1972).

[33] HOPMANS, P.A.M.:
Rhythms in Stomatal Opening of bean leaves.
Commun. Agric. Univ. Wageningen 71(3), 1-86 (1971).

[34] HORTON, R.F.:
Stomatal Opening: The Role of Abscisic Acid (ABA).
Canadian Journal of Botany, Vol. 49, 583-585 (1971).

[35] HSÜ, I.D. and KAZARINOFF, N.D.:
An Applicable Hopf Bifurcation Formula and Instability of small Periodic Solutions of the Field-Noyes Model.
Journal of Math. Analysis und App. 55, 61-89 (1976).

[36] HUMBLE, G.D., RASCHKE, K.:
Stomatal opening quantitatively related to Potassium transport, evidence from electron probe analysis.
Plant Physiol. 48, 447-453 (1971).

[37] HUNDIG, A.:
Limit Cycles in Enzyme-Systems with Nonlinear Negative Feedback.
Biophys. Struct. Mechanism 1, 47-54 (1974).

[38] Ökologie und ihre biologische Grundlage.
Inst. für Chemische Pflanzenphysiologie der Univ. Tübingen.
Beiheft 6 (1983).

[39] JOHNSSON, A. and KARLSSON, H.G.:
A Feedback Model for biological Rhythms. I: Mathematical Description and Basic Properties of the Model.
J. Theoretical Biology 36, 153-174 (1972).

[40] JONES, M. and TURNER, J.:
PEP-Carboxylase from the CAM Plant Bryophyllum Fedtschenkov.
J. Exp. Bot., Vol. 32, No. 127, 427-441 (1981).

[41] KETELLAPPER, H.J.:
Stomatal Physiology.
Ann. Rev. Plant Physiol. 14, 249-270 (1963).

[42] LANDAHL, H.D. and LICKO, V.:
On coupling between Oscillators which Model biological Systems.
in: IV International Biophysics Congress.
Int. Union for Pure and App. Biophysics. USSR (1973).

[43] LANG, A.R., KLEPPER, B. and CUMMING, M.S.:
Leaf Water Balance during Oscillation of Stomatal Aperture.
Plant Physiol. 44, 826-830 (1969).

[44] LEE, R. and GATES, D.M.:
Diffusion Resistance in Leaves as related to their Stomatal Anatomy and micro-structure. Amer. Journ. Bot. 51(9),963-975(1964)

[45] LEVINSON, N.:
Small Periodic Perturbations of an Autonomous System with a stable Orbit. Annals of Math. Vol. 52(3),727-738 (1950).

[46] LEVITT, J.:
Physiological basis of stomatal Response.
in: Ecological Studies 19, Springer Verlag, Berlin (1977).

[47] LÜTTAGE, U. and HIGINBOTHAM, J.:
Transport in Plant. Springer Verlag, N.Y. (1979).

[48] LÜTTAGE, U.:
Stofftransport der Pflanzen. Springer Verlag, Berlin (1973).

[49] MACROBBIE, E.A.E.:
Phloem Translocation,Facts and Mechanism: A comparative Survey.
Biol. Rev. 46, 429-481 (1971).

[50] MALESCHENKO, S.N. and KARMANOV, V.G.:
Mathematical Model of the Water (I).
Biophysic 11, 731-733 (1966).

[51] MALESCHENKO, S.N. and KARMANOV, V.B.:
Mathematical Model of the Water (II).
Biophysic 11, 845-858 (1966).

[52] MARSDEN, J.E. and McCRACKEN, M.:
The Hopf Bifurcation and its Applications. in:Applied Math.
Sciences, Vol. 19, Springer Verlag, N.Y. (1976).

[53] MEIDNER, H. and MANSFIELD, T.A.:
Physiology of Stomata. In:Plant Physiology, MacGraw Hill,
London 160-168 (1968).

[54] METCALFE, C.R. and CHALK, L.:
Anatomy of the Dicotyledons.
Vol. I. Clarendon Press, Oxford (1950).

[55] MOLZ, F.J.:
Water Transport through Plant Tissue: The Apoplasm and Symplasm
Pathways. J. Theor. Biol. 59, 277-292 (1976).

[56] MONOD, J.:
Von der enzymatischen Adaptation zur allosterischen Umlagerung.
Angewandte Chemie 78, 664-675 (1966).

[57] NEU, J.C.:
Large Populations of coupled Chemical Oscillators.
SIAM Appl. Math. Vol. 38, No.2, 305-316 (1980).

[58] NEU, J.C.:
Coupled Chemical Oscillators.
SIAM Journal App. Math. Vol. 37, No.2, 307-315 (1979).

[59] OSMOND, C.B., BJÖRKMAN, O. and ANDERSON, D.J.:
In: Physiological Processes in Plant Ecology, Cap. VIII,
Springer Verlag, Berlin (1980).

[60] PAVLIDIS, T.:
Populations of biochemical Oscillators as Circadian Clocks.
J. Theor. Biol. 33, 319-338 (1971).

[61] PIERCE, M. and RASCHKE, K.:
Correlation between loss of Turgor and Acumulation of ABA.
Planta 148, 174-182 (1980).

[62] PITMAN, M.G.:
Transport across plant roots.
Quarterly Reviews of Biophysics 15, No.3, 481-554 (1982).

[63] PRIGOGINE, I. and LEFEVER, R.:
Stability and Self-organization in open systems.
Adv. Chem. Phys. 23, 1-27 (1975).

[64] RAGAHAVENDRA, A.S., RAO, I.M. and DAS, V.S.R.:
Adenosin Triphosphatase in epidermal tissue of Commelina Benghalensis; possible involvement of isozymes in stomatal movement.
Plant Sci. Lett. 7, 391-396 (1976).

[65] RAND, R.H. STORTI, A.W., UPADHYAYA, S.K. and COOKE, J.R.:
Dynamics of coupled stomatal oscillators.
J. Math. Biology 15, 131-144 (1982).

[66] RASCHKE, K.:
Stomatal Action. Ann.Rev. Plant Physiol. 26, 309-340 (1975).

[67] RASCHKE, K. and PIERCE, M.:
Correlation between loss of Turgor and Accumulation of ABA in detached leaves. Planta 148, 174-182 (1980).

[68] REED, H., COLLINS, J. and RUSSELL, G.:
The Effects of Salinity upon Ion Content and Ion Transport.
J. Exp. Bot. Vol. 32, No. 127, 347-367 (1981).

[69] SOLEREDER, H.:
Systematic Anatomy of the Dicotyledons. in:Clarendon Press, Oxford (1908).

[70] SPANNER, D.C.:
The Thermodynamics of water Relations. In: Introduction to Thermodynamics, Cap. 13, Academic Press (1964).

[71] STÄLFELT, M.G.:
Die stomatäre Transpiration und die Physiologie der Spaltöffnungen. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, Springer Verlag, Vol. III, 351-426 (1956).

[72] STÄLFELT, M.G.:
The Stomata as a hydrophotic regulator of water deficit of the Plant. Physiologia Plantarum 8, 572-593 (1955).

[73] STUCKI, J.W. and WALTER, P.:
Pyruvate Metabolism in Mitochondria from Rat. liver.
Eur. Journal Biochem. 30, 60-72 (1972).

[74] STRUMPF, P.K. and CONN, E.F.:
The biochemistry of Plants, in: Photosynthesis, Vol.8, Academic Press (1982).

[75] Van KIRSCH, C.A. and RASCHKE, K.:
Release of Malate from epidermal strips during stomatal clausure. Plant Physiol. 61, 474-475 (1978b).

[76] WARDLE, K. and SHORT, K.:
Responses of Stomata to CO_2 when incubated on Potassium Chloride.
Journal Exp. Bot., Vol. 32, No.126, 307-314 (1981).

[77] WILLIAMS, W.T.:
A new Theory of the Mechanism of stomatal movement.
Journal of Exp. Botany, Vol. 5, No. 15, 343-352 (1954).

[78] WILSON, J.A.:
Stomatal Responses to Applied ABA and CO_2 in Waterstressed Plants.
Journal Exp. Botany, Vo. 32, No. 126, 261-269 (1981).

[79] WINFREE, A.T.:
Biological Rhythms and the Behavior of Populations of coupled oscillators. J. Theor. Biol. 16, 15-42 (1967).

[80] WONG, S.C., COWAN, I.R. and FARQUHAR, G.D.:
Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity.
Nature, Vol. 282, 424-426 (1979).

[81] ZEIGER, E.:
The Biology of stomatal Guard Cells.
Ann. Rev. Plant Physiol. 34, 441-475 (1983).

[82] COHEN, A.H., HOLMES, P.J. and RAND, R.H.:
The nature of the coupling between segmental oscillators of the lamprey spinal generator for locomotion: A mathematical Model.
Journal Math. Biology 13, 345-369 (1982).

[83] an der HEIDEN, U.:
Analysis of Neural Networks. In: Lecture Notes in Biomathematics
Springer Verlag, Berlin, Vol. 35 102-105 (1980).

LEBENSLAUF

Am 24.05.44 wurde ich als Tochter des Arztes Rômulo de la Garza González und dessen Ehefrau, der Dozentin Nydia geb. Garcia Izunza, in Sabinas Hgo., N.L., Mexiko geboren. Nach neunjähriger Grundschulzeit besuchte ich das "Preparatoria Colegio Civil" in Monterrey (Mexiko), wo ich im Juli 1961 das Abitur bestand.

Im September 62/63 absolvierte ich entsprechend der Laufbahn zum Buchhalter die Handelsschule Sabinas.

Ab September 1963 begann ich das Studium der Mathematik und Pädagogik an der Pädagogischen Hochschule in Monterrey, wo ich das vollständige, dem Studienplan entsprechende Studium für das Lehramt an Gymnasien in den Fächern Mathematik und Pädagogik im Juli 1968 abschloß.

Ab August 1967 begann ich das Studium der Mathematik an der Pädagogischen Hochschule in Mexiko Stadt, wo ich den vollständigen Studienplan für das Lehramt absolvierte bzw. anerkannt erhielt. Am 19. Oktober 1973 legte ich das Staatsexamen für das Lehramt an Gymnasien in den Fächern Mathematik und Pädagogik ab.

Ab August 1971 bis Oktober 1974 belegte ich das Studium der Pädagogik als Hauptfach an der Pädagogischen Hochschule in Mexiko Stadt.

Im September 1971 begann ich das Studium der Mathematik und Physik an der Universität von Nuevo León, Mexiko. Im Juli 1975 erhielt ich das Diplom in Mathematik.

Ab September 1963 war ich am Gymnasium in Monterrey als Hilfskraft angestellt. Ab 1965 war ich am gleichen Gymnasium als Lehrerin für Mathematik tätig. Seit August 1974 war ich als "Profesor Asociado A" am Lehrstuhl für Biomathematik der Universität Xochimilco in Mexiko tätig. Im Sommer 1980 bin ich mit einem Stipendium der mexikanischen Regierung und der Universität Xochimilco (wo ich beurlaubt bin) nach Deutschland gekommen. Ich habe im Goethe Institut (Februar-Oktober 1980) Deutsch gelernt.

Die vorliegende Arbeit entstand zwischen November 1980 und Juli 1984 unter Anleitung von Prof. Dr. K. P. Hadeler.

Meine akademische Ausbildung in Mathematik verdanke ich den Herren Professoren: K. P. Hadeler, H.H. Schaefer, J.L. González (Mexiko), J.L. Chavarriá (Mexiko), G. Mancillas (Mexiko);
in Biologie den Herren Professoren W. Seyffert, M. Arenas (Mexiko), F.Reyes Luján (Mexiko), L. Bojalil Jaber (Mexiko), D. Ammermann, V. Braun.

Rômulo de la Garza G.